STUDIEN

ZUR

DESCENDENZ-THEORIE.

I.

UEBER DEN

SAISON-DIMORPHISMUS

DER

SCHMETTERLINGE

VON

DR. AUGUST WEISMANN,
PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

MIT ZWEI FARBENDRUCKTAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1875.

(Separat-Abdruck aus den Annali del Museo Civico di Genova Vol. VI.)



VORWORT.

Als ich mir vor einer Reihe von Jahren die Aufgabe stellte, die noch wenig beachtete Erscheinung des Saison-Dimorphismus einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen, bestimmte mich dazu nicht blos das Interesse, welches sich an die Auflösung eines jeden Räthsels in den Naturerscheinungen knüpft, sondern ich glaubte, es müsse möglich sein, von diesem Punkte aus einen Schritt vorwärts zu thun in der Frage nach der Umbildung der Arten.

Wenn es gelang, diese einzelne Erscheinung von Doppelgestaltigkeit auf ihre Ursachen zurückzuführen, so war die Frage nach der Artbildung doch immerhin insoweit gefördert, als damit wenigstens e i n e der Ursachen blossgelegt und e i n e r der Wege aufgedeckt war, durch welche und auf welchen neue Formen entstehen. Und dies musste auch dann noch werthvoll scheinen, wenn es sich dabei herausgestellt hätte, dass nicht neue und bisher übersehene Ursachen der Erscheinung zu Grunde liegen, sondern bereits als wirkend anerkannte. Ich wenigstens bin der Meinung, dass es im Augenblicke weit weniger Aufgabe der Forschung ist, n e u e n Umwandlungsursachen nachzuspüren, als vielmehr die b e k a n n t e n in ihrem Einfluss gegeneinander abzuwägen und die Art und Weise im Näheren festzustellen, wie sie wirken.

Die Wege, auf welchen ich das vorgesteckte Ziel zu erreichen suchte, wechselten im Laufe der Untersuchung.

Ich begann mit dem Versuch, neue Formen künstlich hervorzurufen, wobei denn die umbildenden Factoren das Bekannte, die Umwandlungsprodukte aber die gesuchte Grösse waren. Dies gelang, und fast schien es, als sei damit die Frage abgeschlossen, die Erscheinung des Saison-Dimorphismus auf ihre Ursachen zurückgeführt. Aber weitere Versuche zeigten, dass nicht immer und unausbleiblich die betreffende Umwandlung den Einwirkungen folgte, welchen ich sie zugeschrieben hatte.

So würde es nöthig, vom synthetischen auf den analytischen Weg überzugehen und von den festgestellten Umwandlungen aus nun wiederum rückwärts nach ihren eigentlichen Ursachen zu forschen.

Dass bei solchen Untersuchungen häufig ein genaues Eingehen auf unscheinbare Einzelheiten unvermeidlich war, leuchtet ein. Auch in der Darstellung konnten sie nicht ganz vermieden werden, wenn auch die specielle Darlegung der einzelnen Versuche in einen besondern Abschnitt am Schlusse verwiesen wurde.

Uebrigens ist ja der Werth und die Bedeutung, welche wir einer Thatsache beilegen, immer nur ein relativer und kann einzig und allein gemessen werden nach dem Masse von Einsicht, von neuer Erkenntniss, welches sie uns gewährt. Ich hoffe von Neuem zeigen zu können, was vor mir schon Andere (Wallace, Bates, Darwin) bewiesen haben, dass auch so unscheinbare Einzelheiten, wie kleine Schwankungen in Färbung und Zeichnung eines Schmetterlings unter Umständen uns zur Erkenntniss allgemeiner Gesetze führen können.

I. Bedeutung und Entstehung des Saison-Dimorphismus.

Die Erscheinung, welche hier einer näheren Untersuchung unterworfen werden soll, ist schon seit geraumer Zeit bekannt. In den dreissiger Jahren dieses Jahrhunderts wurde nachgewiesen, dass zwei bisher als besondere Arten aufgeführte Formen der Schmetterlings-Gattung *Vanessa* trotz ihrer sehr verschiedenen Färbung und Zeichnung in Wahrheit ein und derselben Art angehören, dass also diese Art dimorph ist, doch so, dass die beiden Formen, unter welchen sie auftritt, nicht gleichzeitig erscheinen, sondern zu verschiedenen Jahreszeiten, die eine im ersten Frühling, die andere im Sommer. Wallace hat später diese Art des Dimorphismus mit dem Namen des Saison-Dimorphismus belegt, ein Wort, dessen heterogene Zusammensetzung dem Philologen Schauder erregen mag, das aber doch nach Möglichkeit kurz und verständlich ist, und welches ich deshalb beibehalte.

Die Vanessa-Art, bei welcher die Entdeckung des Saison-Dimorphismus gemacht wurde, trug vorher die beiden Species-Namen, *V. Levana* und *Prorsa*. Letztere ist die Sommer-, Erstere die Winterform; der Unterschied zwischen Beiden ist auch für den Laien so gross, dass es schwer fällt, an die Zusammengehörigkeit beider Formen zu glauben. *Levana* (Fig. 1 u. 2) ist braungelb mit schwarzen Flecken und Strichen, *Prorsa* (Fig. 5 u. 6) tief schwarz mit einer breiten weissen Binde über beide Flügel. Dennoch ist die Thatsache, dass beide nur Winter-und Sommergeneration derselben Art sind, unzweifelhaft richtig. Ich habe selbst zu wiederholten Malen aus den Eiern der *Levana* die Prorsaform erzogen und aus den Eiern der *Prorsa* umgekehrt wieder die Levanaform.

Seit der Entdeckung dieser Thatsache sind nun noch ziemlich zahlreiche ähnliche Fälle nachgewiesen worden. So zeigte P. C. Zeller (1) durch Züchtungsversuche, dass zwei in Zeichnung und Färbung, wie besonders auch in Grösse sehr verschiedene Bläulinge, welche bisher als *Lycaena Polysperchon* und *L. Amyntas* aufgeführt worden waren, nur Winter-und Sommer-Generationen ein und derselben Art sind, und der ausgezeichnete Lepidopterologe D.r Staudinger (2) wies dasselbe nach für die den Mittelmeerländern angehörenden Weisslingsformen *Anthocharis Belia* Esp. und *A. Ausonia* Hb.

Derartige Fälle, bei welchen die Unterschiede zwischen Winter-und Sommer-Form so gross sind, dass man sie als besondere Arten in den systematischen Werken anführte, sind indessen nicht häufig; ich kenne deren nur fünf. Geringere Unterschiede, solche vom systematischen Werthe der blossen Varietät kommen viel öfter vor. So ist Z. B. für viele unserer gemeinsten Schmetterlinge aus der Familie der Weisslinge Saison-Dimorphismus nachgewiesen, doch sind die Unterschiede in Zeichnung und Färbung nur bei einiger Auf-

(1) « Über die Artrechte des *Polyommatus Amyntas* und *Polysperchon* » Stett. ent. Zeit. 1849, T. 10, p. 177-182.

(2) « Die Arten der Lepidopteren-Gattung *Ino* Leach nebst einigen Vorbemerkungen über Localvarietäten » Stett. ent. Zeit. 1862, T. 23, p. 342.

merksamkeit zu bemerken, und bei noch anderen Arten, z. B. dem gemeinsten unsrer Bläulinge, *Lycaena Alexis* sind sie so gering, dass auch der Kundige scharf zusehen muss, um sie zu erkennen. Man würde somit leicht ganze Reihen von Arten zusammenstellen können, welche den Übergang von völliger Übereinstimmung beider Generationen durch kaum zu bemerkende Unterschiede hindurch bis zu Differenzen im Werthe von Varietäten und schliesslich von Arten veranschaulichten.

Auch solche Fälle mit geringen Unterschieden zwischen den beiderlei Generationen sind nicht sehr häufig; ich kenne unter den europäischen Tagfaltern etwa zwölf, doch liessen sich bei besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit wohl noch einige weitere dazu finden. Auch bei Nachtschmetterlingen soll Saison-Dimorphismus vorkommen, ohne dass ich indessen im Stande wäre, nähere Angaben darüber zu machen; meine eigenen Beobachtungen beziehen sich nur auf Tagschmetterlinge.

Dass andere Insekten-Ordnungen die Erscheinung nicht darbieten, rührt wesentlich daher, dass die meisten nur eine Generation im Jahre hervorbringen; bei den übrigen aber finden sich in der That Formänderungen, welche zwar nicht als reiner Saison-Dimorphismus aufzufassen sind, wohl aber zum Theil von den gleichen Ursachen hervorgerufen sein mögen, wie die später folgende Untersuchung über die Beziehungen des Saison-Dimorphismus zum Generationswechsel und der Heterogenie näher ausführen soll.

Welches sind nun diese Ursachen?

Als ich vor Jahren einmal einem Lepidopterologen meine Absicht mittheilte, über die Ursachen dieses räthselhaften Dimorphismus Untersuchungen anzustellen, in der Hoffnung, aus seinen reichen Erfahrungen Förderung meiner Absicht zu gewinnen, erhielt ich die halb entrüstete Antwort « da sei gar Nichts zu untersuchen, es sei eben der specifische Charakter dieser Art, in zwei Gestalten aufzutreten; nach unabänderlichem Naturgesetz wechselten diese zwei Formen in

regelmässiger Folge miteinander ab; damit müsse man sich begnügen ». Von seinem Standpuncte aus hatte der Betreffende ganz Recht, von der alten Specieslehre aus darf nach der Ursache solcher Erscheinungen überhaupt gar nicht gefragt werden.

Ich liess mich jedoch durch diese Abfertigung nicht abschrecken, sondern unternahm eine Reihe von Untersuchungen, deren Resultate ich hier vorlegen will.

Zuerst lag die Vermuthung nahe, ob nicht etwa die Verschiedenheiten der Schmetterlinge sekundärer Natur sei und ihren Grund habe in Verschiedenheiten der Raupen, insbesondere ob nicht etwa die im Frühjahr und die im Herbste aufwachsenden Raupen sich mit verschiedenen Pflanzen ernährten und durch Assimilation verschiedenartiger chemischer Stoffe auch zu verschiedenartigen Farben-Ablagerungen auf den Flügeln des Schmetterlings Anlass gäben. Die letztere Vermuthung widerlegt sich leicht dadurch, dass grade bei der am stärksten dimorphen *Vanessa Levana* überhaupt nur eine Pflanze, *Urtica major*, die grosse Brennessel, als Nahrung dient. Allerdings zeigen grade bei dieser Art auch die Raupen einen sehr scharf ausgesprochenen Dimorphismus, allein derselbe ist kein Saison-Dimorphismus, die beiden Raupenformen wechseln nicht miteinander ab, sondern treten gemischt in jeder Generation auf.

Zum Überfluss habe ich mehrmals den Versuch gemacht und die seltenere gelbbraune Varietät der Raupe getrennt aufgezogen; es entwickelte sich aber aus ihr genau dieselbe Schmetterlingsform, wie aus den gleichzeitig und unter gleichen äussern Bedingungen aufgezogenen schwarzen Raupen. Derselbe Versuch mit demselben Resultat ist schon im vorigen Iahrhundert angestellt worden und zwar von Rösel, dem vortrefflichen Miniaturmaler und Naturbeobachter, dem Verfasser der berühmten und noch heute brauchbaren « Insectenbelustigungen ».

Es fragte sich nun weiter, ob nicht der Erscheinung dieselbe Ursache zu Grunde liege, welcher wir den Wechsel von

Winter-und Sommerkleid bei so vielen Säugethieren und Vögeln zuschreiben, ob der Wechsel von Farbe und Zeichnung nicht hier wie dort auf dem *indirekten* Einfluss äusserer Lebensbedingungen beruhe, d. h. also auf *Anpassung durch Naturzüchtung*. Gewiss führen wir mit Recht die weisse Farbe, welche das Schneehuhn im Winter, die graubraune, welche es im Sommer annimmt, auf Anpassung zurück, da beide Färbungen augenscheinlich der Art erheblichen Nutzen bringen müssen.

An und für sich wäre es nicht undenkbar, dass bei Schmetterlingen analoge Erscheinungen vorkämen, mit dem Unterschied, dass der Wechsel in der Färbung nicht an ein und derselben Generation aufträte, sondern alternirend an verschiedenen. Indessen schliesst die *Qualität der Färbungs-Unterschiede*, welche beim Saison-Dimorphismus vorkommen, diese Deutung auf das entschiedenste aus, und ferner bleibt die äussere Umgebung der Schmetterlinge, mögen sie nun im Frühjahr oder Sommer ausschlüpfen, so sehr die nämliche, dass ein jeder Gedanke, man habe es hier mit verschiedenartigen sympathischen Färbungen zu thun, gänzlich aufgegeben werden muss.

Ich habe schon an einem andern Orte (1) darzulegen versucht, dass es für Tagschmetterlinge *während des Flugs* überhaupt keine schützenden Färbungen gibt, aus dem doppelten Grunde, weil die Farbe des Hintergrundes, auf welchem sie sich darstellen fortwährend wechselt, und weil die flatternde Bewegung auch bei der besten Anpassung an diesen Hintergrund dennoch sofort sie dem Auge ihrer Feinde verrathen würde.

Ich suchte damals auch nachzuweisen, dass unsere, der gemässigten Zone angehörigen Tagfalter überhaupt nur wenige Feinde haben, welche sie im Fliegen verfolgen, dass sie aber vielen Angriffen ausgesetzt sind während ihres Schlafes.

Für letztere Behauptung sei es gestattet, hier einen Beleg

(1) Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872, S. 55-62.

anzuführen. Im Sommer 1869 brachte ich etwa 70 Schmetterlinge der *Vanessa Prorsa* in einen geräumigen mit Blumen reichlich versehenen Zwinger. Obgleich nun die Thiere sich sehr wohl fühlten, munter bei dem sehr schönen Wetter an den Blumen umherschwärmten, einzelne sogar sich begatteten, und ein Weibchen Eier legte, so fand ich doch von den ersten Tagen an jeden Morgen einige todt und verstümmelt am Boden liegen, und diese Decimirung nahm progressiv zu, viele verschwanden vollständig, ohne dass ich ihre Reste aufzufinden vermochte, und nach neun Tagen waren sie alle bis auf ein einziges Individuum der Wuth ihrer nächtlichen Feinde, vermuthlich Spinnen und Opilioniden, erlegen.

Vor Allem in sitzender Stellung sind also die Tagfalter feindlichen Angriffen ausgesetzt. In dieser Stellung schlagen sie bekanntlich ihre Flügel nach oben zusammen, und es ist klar, dass sympatische Färbungen nur auf der Unterseite ihrer Flügel vorkommen können, wie sich denn solche bei vielen auch unter unsern einheimischen Faltern auf das klarste nachweisen lassen.

Nun zeigen sich aber die Unterschiede grade in den ausgebildetsten Fällen des Saison-Dimorphismus z. B. bei *Vanessa Levana* viel weniger auf der Unter- als auf der Oberseite der Flügel. Die Erklärung durch Anpassung ist also unhaltbar, und ich will mich hier mit einer umständlicheren Widerlegung derselben um so weniger aufhalten als ich glaube, die wirkliche Ursache der Erscheinung nachweisen zu können.

Wenn der Saison-Dimorphismus seinen Grund nicht in der indirecten Einwirkung verschiedener Jahreszeiten hat, so kann derselbe in einer direkten Einwirkung der wechselnden äusseren Lebensbedingungen liegen, die ja ohne Zweifel bei der Wintergeneration andere sind, als bei der Sommergeneration.

Zwei Faktoren sind es vor Allem, von denen ein solcher Einfluss vermuthet werden könnte: Temperatur und Entwicklungsdauer, d. h. Dauer der Puppenzeit. Die Dauer der Raupenperiode konnte ausser Acht gelassen werden, da

diese nur um ein Geringes kürzer ist bei der Wintergeneration, wenigstens bei den zu Versuchen benutzten Arten.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend stellte ich nun während einer längeren Reihe von Jahren Versuche an, die darthun sollten, ob in der That die Zweigestaltigkeit der betreffenden Arten auf direkte Einwirkung der erwähnten Momente zurückzuführen sei.

Die ersten Versuche wurden mit *Vanessa Levana* angestellt. Aus den Eiern der im April augeschlüpften Wintergeneration erzog ich Raupen die unmittelbar nach ihrer Verpuppung in einen Eisschrank gebracht wurden, in welchem die Lufttemperatur nur 8-10° R. betrug. Es zeigte sich indessen, dass bei so wenig erniedrigter Temperatur die Entwicklung sich nicht auf beliebige Zeit verzögern lässt; denn als nach vier und dreissig Tagen die Schachtel aus dem Eisschrank herausgenommen wurde, waren alle Schmetterlinge, etwa vierzig an der Zahl, bereits ausgeschlüpft, viele schon todt, andere noch lebend. Der Versuch war jedoch in so weit gelungen, als statt der unter gewöhnlichen Verhältnissen zu erwartenden Prorsaform die meisten Schmetterlinge als sogenannte *Porima* (Fig. 3, 4, 7, 8 und 9) ausgeschlüpft waren, d. h. als eine, zuweilen auch im Freien beobachtete Zwischenform zwischen *Prorsa* und *Levana*, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von *Prorsa* besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der *Levana* vermischt.

Es sei hier gleich erwähnt, dass schon im Anfang des vorigen Jahrzehents ähnliche Versuche angestellt wurden und zwar von einem steierischen Entomologen Georg Dorfmeister. Leider entdeckte ich die kurze Mittheilung darüber [1] erst zu einer Zeit, als meine eignen Untersuchungen schon fast beendet waren.

In diesen sehr hübsch ausgedachten, nur etwas zu sehr complicirten Versuchen kommt der Verfasser zu dem Resul-

[1] « Über die Einwirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge ». Mittheil. des naturwiss. Vereins für Steiermark, 1864.

tat, « dass die Temperatur allerdings auf die Färbung und die dadurch bedingte Zeichnung des künftigen Schmetterlings einen Einfluss ausübe, und zwar den meisten während der Verpuppung ». Durch Herabsetzung der Lufttemperatur während eines Theils der Puppenperiode gelang es dem Verfasser einzelne Porima-Individuen zu erziehen, die meisten Schmetterlinge aber beharrten auf der Prorsa-Form. Dorfmeister setzte die Temperatur noch weniger herab, als es in meinem oben angeführten ersten Versuche geschah, nämlich nur auf 10-11° R., liess die Puppen auch nicht lange Zeit in dieser mässig erniedrigten Temperatur, sondern brachte sie nach 5 $^1/_2$-8 Tagen wieder in höhere Temperatur. Daran lag es offenbar, dass er nur in wenigen Fällen Übergangsformen erzielte und dass es ihm niemals gelang, eine völlige Umwandlung der Sommer- in die Winterform hervorzurufen.

In meinen folgenden Versuchen brachte ich die Puppen stets in eine Temperatur von 0-1° R., sie wurden direkt in den Eiskeller gesetzt und erst nach vier Wochen herausgenommen. Ich gieng dabei von der Idee aus, dass vielleicht weniger der Kältegrad, als vielmehr die Verzögerung der Entwicklung die Umwandlung herbeiführe, der erste Versuch hatte aber gezeigt, dass bei 8-10° R. die Schmetterlinge ausschlüpfen, man demnach die Verzögerung der Entwicklung nicht in der Hand behält.

Gleich der folgende in dieser Weise angestellte Versuch (1) ergab ein viel entschiedneres Resultat. Von zwanzig Schmetterlingen hatten sich fünfzehn in *Porima* umgewandelt und unter diesen befanden sich drei, welche der Winterfom (*Levana*) zum verwechseln ähnlich sahen und sich höchstens dadurch von ihr unterschieden, dass ihnen die feine blaue Saumlinie fehlte, welche man bei der ächten *Levana* nur ausnahmsweise vermisst. Fünf Schmetterlinge dagegen waren vollständig unverändert geblieben, das heisst als gewöhnliche Sommerform (*Prorsa*) ausgeschlüpft, sie waren also von der Kälte unbeeinflusst geblieben.

(1) Siehe unten: Versuch 9.

Aus diesem Versuch hatte sich also ergeben, dass durch vierwöchentliche Kälte von 0-1° R. ein grosser Theil der Schmetterlinge sich der Levanaform zuneigt, ja in einzelnen Individuen dieselbe beinahe vollständig erreicht.

Sollte es nun nicht möglich sein, die Umwandlung vollständig zu machen, in dem doppelten Sinne, dass jedes Individuum umgewandelt würde und jedes vollständige Levanaform annähme, nicht blos auf der Übergangsstufe zur *Levana* stehen bliebe? Wenn die Annahme der Prorsa- oder Levanaform rein nur von der direkten Einwirkung der Temperatur oder Entwicklungsdauer abhängt, so musste es gelingen durch Anwendung völlig entsprechender äusserer Einwirkungen, alle Puppen nach Willkür in diese oder jene Schmetterlingsform zu zwingen.

Dies ist nun mit *Vanessa Prorsa* niemals gelungen. Wie in dem soeben mitgetheilten Versuch, so behielten auch in allen folgenden immer einzelne Individuen die Sommerform unverändert bei, andere stellten Übergänge dar und nur sehr wenige wandelten sich so vollständig um, dass man sie für ächte Levana hätte nehmen können. Dagegen gelang eine vollständige Umwandelung, wenigstens der Sommergeneration bei einigen Arten aus der Familie der *Pieriden.*

Die meisten Arten unsrer Weisslinge (*Pieriden*) zeigen die Erscheinung des Saison-Dimorphismus. Winter und Sommerform unterscheiden sich ziemlich auffallend. Bei *Pieris Napi,* mit welcher Art ich vorwiegend experimentirte, fällt die Winterform (Fig. 10 u. 11) durch die sehr starkschwarze Bestäubung der Flügelwurzeln auf der Oberseite auf, während die Flügelspitzen zugleich mehr grau, jedenfalls viel weniger breit und tief schwarz sind als bei der Sommerform; auf der Unterseite liegt die Verschiedenheit hauptsächlich in der oft sehr breiten und dunkeln grünlich schwarzen Bestäubung der Adern der Hinterflügel bei der Winterform, während diese grünschwarzen Streifen bei der Sommerform (Fig. 12 u. 13) nur andeutungsweise vorhanden sind.

Ich setzte nun zahlreiche Individuen der Sommergeneration

unmittelbar nach ihrer Verpuppung in den Eiskeller (0-1° R.), liess sie dort volle drei Monate lang, brachte sie dann (11 September) ins Treibhaus, und dort schlüpften vom 26 September bis 3 Oktober sechzig Schmetterlinge aus, welche alle ohne eine einzige Ausnahme die Charaktere der Winterform an sich trugen, die meisten sogar in ungewöhnlich starkem Grade. Ein so starkes Gelb auf der Unterseite der Hinterflügel und eine so tief schwarzgrüne Bestäubung der Adern, wie sie an diesen Exemplaren die Regel war (siehe z. B. Fig. 10 u. 11) habe ich wenigstens niemals im Freien beobachtet.

Übrigens liessen sich nicht alle durch die Gewächshaus-Temperatur (12-24° R.) zu sofortigem Ausschlüpfen bewegen; eine Partie von Puppen überwinterte vielmehr, allein auch diese gab im nächsten Frühjahr nur Schmetterlinge von der Winterform.

Es war also bei diesem Weissling gelungen, alle Individuen der Sommergeneration in die Winterform zu verwandeln und alle vollständig.

Um so eher durfte man erwarten, dass dasselbe auch bei *V. Levana* möglich sei, und erneute Versuche wurden angestellt, die sich von den früheren nur dadurch unterschieden, dass die Puppen von ihrer Verpuppung an (9-10 Juli) volle zwei Monate im Eiskeller blieben. Allein, wie oben schon angedeutet wurde, das Resultat blieb dasselbe wie früher. Es schlüpften im Gewächshaus [1] vom 19 September bis zum 4 Oktober 57 Schmetterlinge aus, welche fast alle der Winterform sehr nahe standen, ohne dass aber auch nur ein einziger die vollständige Levanaform dargestellt hätte; drei zeigten wieder die reine Sommerform (*Prorsa*)!

So wäre es also nicht möglich, bei *Levana* durch Kälte und Verzögerung der Entwicklung die Sommergeneration in allen Individuen und vollständig in die Winterform umzuwandeln. Zwar könnte man einwerfen, die Kälte habe immer

[1] Siehe unten: Versuch N.° 11.

noch zu kurz eingewirkt, man hätte statt die Puppen zwei Monate auf dem Eis zu lassen, sie sechs Monate dort lassen sollen, so lange etwa, als die Wintergeneration unter natürlichen Verhältnissen im Puppenzustande verharrt. Dieser Einwurf muss als berechtigt anerkannt werden, wenn auch eine derartige Wirkung einer noch länger dauernden Kälte-Periode desshalb unwahrscheinlich ist, weil die Verdoppelung der Kälte-Periode von vier auf acht Wochen keine entscheidende Verstärkung der Umwandlung hervorgerufen hatte [1]. Ich würde übrigens nicht unterlassen haben, den Versuch in dieser Weise modificirt, noch einmal anzustellen, leider aber konnte ich im Sommer 1873 trotz aller Mühe nicht hinreichend viele Raupen auftreiben.

Die Lücke, die dadurch entsteht, ist übrigens nur von untergeordneter Bedeutung und für die theoretische Anschauung ganz gleichgültig.

Nehmen wir an, der unterlassene Versuch sei gemacht worden, Puppen der Sommergeneration seien durch Kälte in ihrer Entwicklung bis zum nächsten Frühjahr aufgehalten worden und wären dann als vollständige Winterform (Levana) ausgeschlüpft und zwar alle Individuen, so würde dies ganz ebenso, wie der entsprechende Versuch bei *Pieris Napi* zu der Vermuthung berechtigen, dass l e d i g l i c h d i e direkte einmalige Einwirkung eines gewissen Masses von Kälte oder von Entwicklungs-Verzögerung im Stande wäre, alle Puppen der Art, von welcher Generation sie auch stammen möchten, zur Hervorbringung der Winterform (*Levana*) zu zwingen. Daraus würde aber weiter folgen, dass im Gegensatz dazu ein gewisses Mass von Wärme mit Nothwendigkeit die Bildung der Sommerform (*Prorsa*) nach sich ziehe, ebenfalls einerlei, von welcher Generation die betreffenden der Wärme ausgesetzten Puppen stammen.

D i e s e r l e t z t e S a t z i s t n u n a b e r n i c h t r i c h t i g u n d d a e r e s n i c h t i s t, s o f ä l l t m i t i h m a u c h d e r

[1] Vergleiche: Versuch 4, 9 und 11.

erste, einerlei, ob der unterlassene Versuch mit *Prorsa* gelingen würde oder nicht.

Ich habe zu wiederholten Malen den Versuch angestellt, die Winterform durch Anwendung von Wärme in die Sommerform umzuwandeln, aber stets mit demselben negativen Erfolg. Es ist nicht möglich, die Wintergeneration zur Annahme der Sommerform zu zwingen.

V. Levana macht nicht blos zwei Generationen im Jahre, sondern deren drei, sie ist Polygoneuonte [1], wie ich mich ausdrücken möchte; eine Wintergeneration wechselt ab mit zwei Sommergenerationen, deren erste im Juli, die zweite im August fliegt. Diese letztere erst liefert als vierte Generation des Jahres überwinternde Puppen, welche im nächsten Frühjahr (April) als erste Schmetterlingsgeneration und zwar in der Levanaform ausschlüpft.

Solche der vierten Generation angehörende Puppen setzte ich zu wiederholten Malen unmittelbar nach ihrer Verpuppung, zum Theil auch schon während des Raupenlebens ins Gewächshaus, in welchem die Temperatur auch Nachts nie unter 12° R. fiel, bei Tag aber oft bis auf 24° R. stieg.

Immer war das Resultat dasselbe, alle, oder fast alle Puppen überwinterten und schlüpften als Winterform (*Levana*) im nächsten Jahre erst aus und zwar als volle ächte *Levana* ohne jede Spur eines Übergangs zur Prorsaform. Nur ein einziges Mal war eine *Porima* darunter, ein Fall, der später seine Besprechung und wie ich glaube auch seine Erklärung finden wird. Öfter dagegen kam es vor, dass einige der Schmetterlinge noch im Herbst nach etwa vierzehntägiger Puppenruhe ausschlüpften und diese waren dann stets *Prorsa* (Sommerform), und einmal auch eine *Porima.*

Aus diesen Versuchen geht hervor dass gleiche Ursachen (Wärme) verschieden einwirken auf die verschiedenen Gene-

(1) Anm. Es scheint mir sehr nothwendig, ein Wort zur Bezeichnung des Umstandes zu haben, ob eine Art ein, zwei oder mehrere Generationen im Jahre hervorbringt, und ich schlage dafür di Bezeichnung: Mono-Di-und Polygoneuonte vor, von γονευω ich erzeuge.

rationen der *V. Levana*; bei den beiden Sommer-Generationen veranlasst hohe Temperatur stets die Bildung der Prorsaform, bei der dritten aber geschieht dies nur selten und bei einzelnen Individuen, während die grosse Masse unwandelbar stets die Levanaform liefert. Man könnte sagen, dies habe seinen Grund darin, dass diese dritte Generation keine Neigung mehr habe, auf den Einfluss der Wärme hin ihre Entwicklung zu beschleunigen, dass aber bei längerer Puppendauer stets die Levanaform entstehen müsse. Einmal verkürzt sich aber auch bei dieser Generation durch fortgesetzte höhere Temperatur die Puppenzeit ziemlich beträchtlich, bei vielen Individuen wird sie von sechs auf drei Monate herabgesetzt, dann aber ist die betreffende Erklärung im Grunde gar keine Erklärung, sondern einfach eine Umschreibung der Thatsachen, auf die nothwendig die Frage folgen muss, warum denn gerade diese Generation keine Neigung habe, durch den Einfluss der Wärme ihre Entwicklung bis auf vierzehn Tage herab zu beschleunigen, wie es die beiden vorhergehenden Generationen doch als Regel thun?

Die erste Antwort, welche man auf diese Frage geben kann, lautet: Die Ursache dieser verschiedenen Reaction auf gleichen Reiz kann nur in der Constitution, der physischen Natur der betreffenden Generation liegen, nicht aber ausserhalb derselben. Welches ist nun aber der Unterschied in der physischen Natur der beiderlei Generationen?

Aus den bisher mitgetheilten Versuchen geht deutlich hervor, dass Kälte und Wärme nicht die unmittelbare Ursache sein können, warum eine Puppe die Prorsa- oder die Levanaform aus sich entwickelt, liefert doch die letzte Generation überhaupt immer die Levanaform, mag sie nun kalt oder warm behandelt werden, nur die erste und zweite können zum Theil und mehr oder weniger vollkommen zur Annahme der Levanaform bestimmt werden und zwar durch Anwendung von Kälte. Die Kälte ist also bei ihnen mittelbare Ursache der Umwandlung in die Levanaform.

Meine Erklärung der Thatsachen ist folgende. Die Levana form ist die primäre ursprüngliche Gestalt der Art, die Prorsaform die sekundäre, entstanden durch allmälige Einwirkung des Sommerklimas. Wenn wir im Stande sind, viel Individuen der Sommergenerationen durch Kälte in die Winterform zu verwandeln, so beruht dies auf Rückschlag zur Stammform, auf Atavismus, der wie es scheint am leichtesten durch Kälte hervorgerufen wird, d. h. also durch dieselben äusseren Einwirkungen, welchen die Stammform durch grosse Zeiträume hindurch ausgesetzt war und deren Fortdauer bei der Wintergeneration bis heute noch Farbe und Zeichnung der Stammform erhalten hat.

Die Entstehung der Prorsaform aus der *Levana* denke ich mir ungefähr folgendermassen. Dass eine sogenannte Eiszeit während der Diluvialperiode in Europa bestanden hat, ist sicher. Mag dieselbe nun ein wirkliches Polarklima über unsre gemässigte Zone ausgebreitet haben, oder mag nur eine geringere Kälte mit vermehrten athmosphärischen Niederschlägen geherrscht haben, jedenfalls war der Sommer damals kurz und relativ kühl, und die vorhandenen Tagfalter konnten alle nur eine Generation im Jahre hervorbringen, sie waren alle M o n o g o n e u o n t e n. *V. Levana* wird also damals nur in der Levanaform vorhanden gewesen sein (1).

Als nun das Klima allmälig wieder wärmer wurde, musste ein Zeitpunkt eintreten, in welchem der Sommer so lange dauerte, dass eine zweite Generation sich einschieben konnte. Die Puppen der Levanabrut, welche bisher den langen Winter über im Schlaf zubrachten, um erst im nächsten Sommer

(1) A n m. Man könnte hier die Streitfrage aufwerfen, ob diese Art zur Zeit der grössten Kälte überhaupt in Europa vorhanden gewesen sei. Vorausgesetzt dass die Eiszeit unsern Breiten ein förmliches Polarklima brachte, halte ich diesfür sehr unwahrscheinlich, da heute die *Levana* nur bis Lievland gegen Norden hinauf reicht. Allein einmal ist über die Natur des damals herrschenden Klimas das letzte Wort noch nicht gesprochen, un dann, das Fehlen der *Levana* zur Zeit der grössten Kälte vorausgesetzt, wird dieselbe doch so bald von Sibirien kommend bei uns eingewandert sein, als das Klima die Existenz der Art als einer monogoneuontischen gestattete. Aus den schönen Untersuchungen H o f f m a n n 's über die « I s o p o r i e n d e r e u r o p ä i-

als Schmetterling zu erwachen, konnten jetzt noch während desselben Sommers, in dem sie als Räupchen das Ei verlassen hatten, als Schmetterling umherfliegen und erst die von diesen abgesetzte Brut überwinterte als Puppe.

Somit war jetzt ein Zustand hergestellt, in welchem die eine Generation unter bedeutend andern klimatischen Verhältnissen heranwuchs, als die zweite.

Dies kann nun zwar nicht plötzlich eine so bedeutende Veränderung in Farbe und Zeichnung hervorgebracht haben, wie sie zwischen der Prorsa- und Levanaform heute besteht, wohl aber allmälig.

Dass die Prorsaform nicht plötzlich entstand, geht klar aus obigen Versuchen hervor.

Wäre es der Fall gewesen, so würde dies nichts andres heissen, als dass ein jedes Individuum dieser Art die Fähigkeit besitze, zweierlei Gestalten anzunehmen, je nachdem Wärme oder Kälte auf dasselbe einwirkt, etwa so wie Lakmuspapier sich roth färbt, wenn man es in Säure taucht, blau, wenn in Alkalien. Die Versuche haben aber gezeigt, dass dem nicht so ist, dass vielmehr die letzte Generation eine unvertilgbare Tendenz zur Levanaform in sich trägt und sich davon durch noch so lange anhaltende Wärme nicht abbringen lässt, während die beiden Sommergenerationen eine vorwiegende Tendenz zur Prorsaform aufweisen, wenn sie sich allerdings auch durch längere Einwirkung von Kälte häufig und in verschiedenem Grade zur Annahme der Levanaform bewegen lassen.

Der Schluss scheint mir unabweisbar, dass die Entstehung der Prorsaform eine allmälige war, dass die Umstimmun-

schen Tagfalter» geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass diese letzte Ansicht die richtige ist, dass zur Zeit der grössten Kälte sowohl *V. Levana* als die meisten andern unsrer Tagfalter in Europa fehlten und erst später und zwar aus Nordasien einwanderten. Für die hier vorliegende Frage ist es übrigens ganz gleichgültig, ob *V. Levana* während der ganzen Eiszeit ausdauerte oder nicht. Interessant aber wäre es, zu erfahren, ob sie heute im nördlichsten Theil ihres Verbreitungsgebietes in zwei Generationen auftritt oder etwa bloss in einer. Ich habe darüber keine Angaben auffinden können.

gen, welche im Chemismus des Puppenlebens entstanden und schliesslich zur Prorsazeichnung führten, ganz allmälig eintraten, zuerst vielleicht eine Reihe von Generationen hindurch ganz latent blieben, dann in ganz leichten Zeichnungsänderungen sich kund gaben und erst nach langen Zeiträumen die volle Prorsa-Zeichnung hervorriefen. Es scheint mir, dass die angeführten Ergebnisse der Versuche nicht nur sich leicht erklären lassen durch die Annahme einer allmäligen Einwirkung des Klimas, sondern dass diese Annahme überhaupt die einzig zulässige ist. Die Wirkung des Klimas ist offenbar am besten vergleichbar der sogenannten cumulativen Wirkung, welche gewisse Arzneistoffe auf den menschlichen Körper ausüben; die erste kleine Dosis bringt kaum bemerkbare Veränderungen hervor, wird sie aber vielmal wiederholt, so summirt sich die Wirkung es tritt Vergiftung ein.

Diese Vorstellung der Einwirkungsart des Klima 's ist durchaus nicht neu, die meisten Zoologen haben sie sich so vorgestellt; neu ist nur der förmliche Beweis für dieselbe, und weil die angeführten Thatsachen diesen liefern, deshalb scheinen sie mir allerdings bedeutungsvoll. Ich werde bei Besprechung der Klima-Varietäten auf dieselben zurückkommen, und es wird sich dann zeigen, dass auch die Natur der Abänderungen selbst die langsam wirkende Thätigkeit des Klimas bestätigt.

Während nun also beim Übergang der Eiszeit zu dem jetzigen Klima, *V. Levana* aus einem Monogoneuonten allmälig zu einem Digoneuonten wurde, prägte sich zugleich allmälig immer schärfer ein Dimorphismus bei ihr aus, der nur durch Abändern der Sommergeneration entstand, während die Wintergeneration unverändert die primäre Zeichnung und Färbung der Art festhielt.

Als die Sommer später noch länger wurden, konnte sich noch eine dritte Generation einschieben, und die Art wurde Polygoneuonte und zwar in der Weise, dass zwei Sommer- mit einer Wintergeneration abwechselten.

Es soll nun untersucht werden, ob die Thatsachen vollkom-

men mit dieser Theorie stimmen, ob dieselben nirgends in Widerspruch mit ihr stehen, und ob sich alle aus ihr erklären lassen.

Ich will es gleich im Voraus aussprechen, dass dies im vollsten Masse der Fall ist.

Zuerst erklärt die Theorie sehr einfach, warum zwar wohl die Sommergenerationen sich künstlich umwandeln lassen, nicht aber die Wintergeneration; letztere kann unmöglich einen Rückschlag zur Prorsaform machen, da diese weit jünger ist, als sie selbst.

Wenn aber dennoch unter hundert Fällen einer vorkommt, wo eine Puppe der Wintergeneration durch Wärme getrieben, ihre Entwicklung noch vor Eintritt des Winters vollendet und in der Sommerform ausschlüpft (1), so ist dies nichts weniger als unerklärlich. Atavismus kann es nicht sein, was hier die Entwicklungsrichtung bedingt, wohl aber sehen wir daraus, dass die Umwandlung der beiden ersten Generationen doch auch bereits eine gewisse Umstimmung in der dritten hervorgerufen haben, die sich eben darin äussert, dass unter günstigen Umständen (Einwirkung von Wärme) einzelne Individuen die Prorsaform annehmen, oder wie man sich auch ausdrücken könnte, dass die alternirende Vererbung, von welcher weiter unten eingehend die Rede sein wird und welche es mit sich bringt, dass die Fähigkeit, Prorsaform anzunehmen, bei der Wintergeneration in der Regel latent bleibt, dann bei einzelnen Individuen zu einer continuirlichen wird.

Es ist wahr, wir haben noch keinerlei Einsicht in das Wesen der Vererbungsvorgänge; und damit ist zugleich die Mangelhaftigkeit dieser Erklärung bezeichnet aber wir kennen doch viele ihrer äusseren Erscheinungsformen, wir wissen bestimmt dass eine dieser Formen darin besteht, dass Eigenthümlichkeiten des Vaters nicht wieder beim Sohne, sondern erst beim Enkel oder noch später wieder auftreten, dass sie

(1) Siehe unten Versuch N.o 10.

also latent vererbt werden können. Gesetzt nun, es würde eine Eigenthümlichkeit so vererbt, dass sie stets in der ersten, dritten, fünften Generation aufträte, in den zwischenliegenden latent bliebe, so wäre doch nach den bisherigen Erfahrungen der Fall nicht undenkbar, dass die Eigenthümlichkeit ausnahmsweise — d. h. auf eine uns unbekannte Ursache hin — bei einem einzelnen Individuum der zweiten oder vierten Generation aufträte.

Dies entspräche aber vollkommen dem angeführten Falle, in welchem « ausnahmsweise » einzelne Individuen der Wintergeneration Prorsaform annehmen, nur mit dem Unterschied, dass sich hier eine Ursache — die Wärme — angeben lässt, welche das Aufgeben der Latenz dieses Charakters veranlasste, wenn wir auch nicht im Stande sind zu sagen, in welcher Weise die Wärme diese Wirkung ausübt.

Diese Ausnahmen von der Regel sind also kein Einwurf gegen die Theorie. Sie geben uns im Gegentheil einen Fingerzeig, dass, nachdem einmal eine Prorsageneration sich gebildet hatte, die allmälige Einschiebung einer zweiten Prorsageneration durch das Vorhandensein der ersten erleichtert worden sein mag. Ich zweifle nicht, dass auch im Freien zuweilen einzelne Individuen von Prorsaform noch im September oder Oktober ausschlüpfen, aber erst wenn unser Sommer sich noch um einen oder zwei Monate verlängern würde, könnten diese den Grund zu einer dritten Sommergeneration legen, wie eine zweite jetzt bereits vollendete Thatsache geworden ist, erst dann nämlich würden sie nicht nur ausschlüpfen, sondern auch Zeit zur Fortpflanzung, zum Absetzen der Brut und diese Brut Zeit zum Heranwachsen bekommen.

Gewiss muss unterschieden werden zwischen der ersten Feststellung einer neuen Klimaform und zwischen deren Übertragung auf neu sich einschiebende Generationen. Ersteres erfolgt wohl immer sehr langsam, Letzteres mag in etwas beschleunigtem Tempo geschehen können.

In Betreff der Zeitdauer, welche nöthig ist, damit klima-

tische Einflüsse eine neue Form hervorbringen oder damit eine bereits fixirte neue Form auf eine folgende Generation durch Vererbung übertragen werde, kommen grosse Verschiedenheiten vor, je nach der physischen Natur der Art und des Individuums.

Wie verschieden die individuellen Neigungen in dieser Hinsicht sind, geht schon aus den mitgetheilten Versuchen mit Prorsa hervor.

In dem Versuch N.° 12 gelang es nicht, unter etwa 70 Individuen auch nur bei einem einzigen statt der Levana-die Prorsaform zu substituiren, oder mit andern Worten: die alternirende Vererbung in kontinuirliche zu verwandeln, während in den entsprechenden Versuchen früherer Jahre (z. B. Versuch 10) von einer etwa ebenso grossen Anzahl Puppen drei als *Prorsa* und eine als *Porima* ausflog. Man könnte die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens in äussern Momenten suchen wollen, allein man reicht damit nicht aus zur Erklärung der Thatsachen. Man könnte z. B. vermuthen, dass sehr viel davon abhinge, zu welcher Periode des Puppenschlafes die Einwirkung erhöhter Wärme beginne, ob am ersten, oder am dreissigsten, oder hundertsten Tag nach der Verpuppung, und diese Vermuthung ist insofern auch ganz richtig, als in den beiden letzten Fällen die Wärme keine andere Wirkung mehr haben kann, als die, das Ausschlüpfen des Schmetterlings um Einiges zu beschleunigen, nicht aber die, die Levanaform in *Prorsa* umzuwandeln. Ich habe zu wiederholten Malen grosse Mengen von Levanapuppen der dritten Generation im Laufe des Winters der Zimmer- oder einer noch höheren Temperatur ausgesetzt [1] (bis zu 26° R.), aber nie Prorsa erhalten.

[1] Anm. Wenn Dorfmeister bemerkt, dass überwinternde Puppen, die zu früh zur « Entwicklung in das Zimmer genommen oder gar nicht der Kälte ausgesetzt werden, entweder verkümmerten, theils bleiche, theils krüppelhafte » Schmetterlinge liefern, oder aber verderben, so liegt dies wohl daran dass dieser tüchtige Entomologe versäumt hat, für die nöthige Feuchtigkeit der erwärmten Luft zu sorgen. Ich habe bei Aufbewahrung der Puppen über Wasser stets sehr schöne Schmetterlinge erhalten.

Irrig aber wäre es einen Unterschied, in der Wirkung der Wärme anzunehmen, je nachdem dieselbe am ersten oder dritten Tag nach der Verpuppung, oder während oder auch vor der Verpuppung beginnt. Das beweist am besten der Versuch N.° 12, bei welchem die Raupen der vierten Generation schon mehrere Tage, ehe sie sich zur Verpuppung aufhingen ins Treibhaus gesetzt wurden und dennoch nicht ein einziger Schmetterling die Prorsaform annahm.

Auch den umgekehrten Versuch habe ich öfters angestellt und Raupen der ersten Sommerbrut, während sie in der Verpuppung begriffen waren, der Kälte ausgesetzt. Der Erfolg war indessen regelmässig ein Absterben der Raupe, was um so weniger Wunder nehmen kann, als man die Empfindlichkeit der Thiere während der Raupenhäutungen sehr wohl kennt, die Umbildung zur Puppe aber weit tiefergreifende Umwälzungen mit sich bringt.

Dorfmeister glaubte aus seinen Versuchen schliessen zu dürfen, dass die Temperatur den grössten Einfluss während der Verpuppung ausübe, zunächst aber den grössten kurz nach derselben. Seine Versuche sind nun zwar mit so kleinen Individuenmengen angestellt, dass sich kaum sichere Schlüsse darauf gründen lassen, dennoch mag aber dieser Schluss insofern richtig sein, als Alles darauf ankommt, dass gleich von vornherein, die Bildungsvorgänge in der Puppe diese oder jene Richtung einschlagen, deren Endresultat die *Prorsa* oder Levanaform ist. Ist einmal die eine oder die andre Richtung eingeschlagen, dann kann sie durch Temperatureinflüsse wohl beschleunigt oder verlangsamt, nicht aber mehr umgewandelt werden.

Es ist auch sehr möglich, ja wahrscheinlich, dass sich ein Zeitpunkt bestimmen lässt, in welchem Wärme oder Kälte am leichtesten die ursprüngliche Entwicklungsrichtung abzulenken vermögen, und es wäre dies die nächste Aufgabe, welche gestellt werden und deren Beantwortung jetzt, nach Feststellung der Hauptpunkte nicht mehr so schwierig sein müsste. Ich selbst war mehrfach in Versuchung, sie in An-

griff zu nehmen, habe dann aber doch darauf verzichtet, weil mein Material mir nicht gross genug erschien und bei allen solchen Versuchen nichts mehr vermieden werden muss als eine Zersplitterung des Versuchs-Materials durch allzucomplicirte Fragestellung.

Mag indessen auch ein günstigster Zeitpunkt der Temperatur-Einwirkung während der ersten Tage der Verpuppung existiren, so geht doch schon aus dem oben angeführten Versuch N.° 12 hervor, dass die Individuen in verschiedenem Grade geneigt sind, auf solche Einwirkungen zu reagiren, dass ihre Disposition, die gewöhnliche Entwicklungsrichtung aufzugeben, verschieden gross ist bei verschiedenen Individuen.

Auf andre Weise wäre es nicht zu erklären, dass in allen den angestellten Versuchen mit der ersten und zweiten Prorsa-Generation immer nur ein Theil der Puppen durch Kälte zum Einschlagen der Levana-Entwicklungsrichtung veranlasst wurde, ein anderer nicht, und dass auch von ersterem nur wenige Individuen vollständig zurückschlugen, die meisten aber auf halbem Wege stehen blieben. Der Rückschlag erfolgt vollständiger oder weniger vollständig.

Wenn aber gefragt wird, warum in den entsprechenden Versuchen mit dem kleinen Weissling (*Pieris Napi*) stets und ausnahmslos vollständiger Rückschlag eintrat, so kann darauf mit der Vermuthung geantwortet werden, dass bei dieser Art die Sommerform noch nicht so lange Zeit gebildet sei, also auch leichter wieder aufgegeben werde — oder auch, dass die Differenzen zwischen den beiden Generationen lange nicht so bedeutend seien, was übrigens selbst wieder darauf deutet, dass hier die Sommerform jüngeren Ursprungs ist. Schliesslich könnte indessen auch geantwortet werden, dass die Neigung zum Rückschlag bei verschiedenen Arten ebensogut verschieden gross sein könne, als bei den verschiedenen Individuen ein und derselben Art. Jedenfalls aber bestätigt die Thatsache, dass alle Individuen durch Kälte

zum vollen Rückschlag bewogen werden, die oben in Bezug auf *V. Prorsa* ausgesprochene Meinung, dass es bei diesen Versuchen nicht so genau darauf ankommt, in welchem Entwicklungsmoment man die Kälte eingreifen lässt, dass vielmehr dort Verschiedenheiten der individuellen Constitution die Ursachen sind, warum die Kälte diese Puppe zum vollen Rückschlag bringt, jene nur zum halben und eine dritte ganz unbeeinflusst lässt. Ganz besonders interessant ist in dieser Beziehung der amerikanische *Papilio Ajax.*

Dieser unserm Segelfalter ähnliche Schmetterling (Fig. 16 u. 17) tritt überall, wo er vorkommt, in drei Varietäten auf, die als *var. Telamonides*, *var. Walshii* und *var. Marcellus* bezeichnet werden. Der verdienstvolle amerikanische Entomologe Edwards hat nun durch Züchtungsversuche nachgewiesen, dass alle drei Formen in denselben Entwicklungscyclus gehören und zwar derart, dass die beiden ersten nur im Frühjahr auftreten und stets nur aus überwinternden Puppen entstehen, während die letzte Form, *var. Marcellus* nur im Sommer und zwar in drei Generationen hintereinander auftritt. Es liegt also hier ein Saison-Dimorphismus vor, der mit gewöhnlichem Dimorphimus verbunden ist, Winter-und Sommerform wechseln miteinander ab, aber die erstere erscheint wieder selbst in zwei Formen oder Varietäten: *vär. Telamonides* und *Walshii.*

Sehen wir vorläufig von dieser Complication ganz ab und fassen diese beiden Winterformen als eine einzige auf, so haben wir also vier Generationen, von welchen die erste die Winterform besitzt, die drei folgenden dagegen die Sommerform *var. Marcellus* liefern.

Das Eigenthümliche bei dieser Art liegt nun darin, dass bei allen drei Sommergenerationen nur ein Theil der Puppen schon nach kurzer Zeit (vierzehn Tagen) auschlüpft, dass aber ein andrer und weit kleinerer Theil den ganzen Sommer und den darauf folgenden Winter über im Puppenschlaf verharrt, um erst im nächsten Frühjahr auszuschlüpfen und zwar stets in der Winterform!

So führt z. B. Edwards an, dass von fünfzig Puppen der zweiten Generation, welche sich Ende Juni verpuppt hatten, nach vierzehn Tagen 45 Marcellus-Schmetterlinge ausschlüpften, fünf Puppen aber erst im April des nächsten Jahres und zwar als *Telamonides.*

Die Erklärung dieser Thatsachen ergiebt sich sehr einfach aus der oben aufgestellten Theorie. Nach dieser müssen die beiden Winterformen als die primären, die Marcellusform aber als die secundäre betrachtet werden. Letztere ist aber noch nicht so fest fixirt wie bei *V. Prorsa,* wo ein Rückschlag der Sommergenerationen zur Levanaform nur durch besondere äussere Einflüsse eintritt, während hier in jeder Generation sich einzelne Individuen finden, bei welchen die Neigung zum Rückschlag noch so gross ist, dass auch die grösste Sommerwärme nicht im Stande ist, sie von ihrer ursprünglichen, anererbten Entwicklungsrichtung abzulenken, ihre Entwicklung zu beschleunigen und sie zu zwingen, die Marcellusform anzunehmen.

Hier ist es unzweifelhaft, dass nicht verschiedenartige äussere Einflüsse, sondern lediglich innere Ursachen die altererbte Entwicklungsrichtung festhalten lassen; denn alle Raupen und Puppen der vielen verschiedenen Züchtungen waren gleichzeitig denselben äusseren Einflüssen ausgesetzt.

Zugleich ist es aber auch klar, dass diese Thatsachen keinen Einwurf gegen die aufgestellte Theorie einschliessen, sondern dass sie im Gegentheil dieselbe bestätigen, insofern eine Erklärung dieser Thatsachen vom Boden der Theorie aus sehr leicht ist, auf andere Weise aber kaum gefunden werden möchte.

Wenn aber gefragt wird, welche Bedeutung der Duplicität der Winterform zukommt, so könnte man darauf einfach antworten, dass die Art schon zu der Zeit dimorph war, als sie noch in einer einzigen Generation im Jahr auftrat. Doch kann dieser Erklärung entgegnet werden, dass ein derartiger Dimorphismus sonst nicht bekannt ist,

da wohl ein sexueller Dimorphismus vorkommt von der Art, dass das eine Geschlecht — bei *Pap. Turnus* z. B. das weibliche — in zweierlei Färbung auftritt, nicht aber ein Dimorphismus, der sich, wie es hier der Fall ist, auf beide Geschlechter bezieht, und es darf deshalb wohl ein andrer Gedanke geäussert werden.

Bei *V. Levana* sahen wir den Rückschlag in sehr verschiedenem Grad bei verschiedenen Individuen eintreten, sehr selten nur erfolgte er vollständig bis zur ächten Levanaform, meist aber nur theilweise bis zur sogenannten Porimaform. Nun wäre es jedenfalls erstaunlich, wenn bei *Pap. Ajax* der Rückschlag jedesmal ein vollständiger wäre, da grade hier die Neigung zum Rückschlag individuell so sehr verschieden ist. Ich möchte desshalb vermuthen, dass die eine der beiden Winterformen, und zwar die *var. Telamonides* nichts anderes ist als eine unvollständige Rückschlagsform, der *Porima* bei *V. Levana* entsprechend. Dann wäre *Walshii* allein die Urform des Schmetterlings, und damit würde stimmen, dass diese Varietät später im Frühjar erscheint, als die *var. Telamonides*. Das Experiment müsste darüber Aufschluss geben können. Die Puppen der drei ersten Generationen müssten, auf Eis gestellt, zum grösseren Theil die Form *Telamonides* geben, zum kleineren Theil die *var. Walshii* und nur wenige oder vielleicht gar keine Individuen von *Marcellus*, und zwar gehe ich bei dieser Voraussage von der Ansicht aus, dass die Neigung zum Rückschlag im Ganzen gross, dass selbst bei der ersten Sommergeneration die doch jedenfalls am längsten schon dem Sommerklima ausgesetzt war, stets ein Theil der Puppen auch ohne künstliche Mittel sich zu *Telamonides* entwickelt hätte, ein andrer Theil aber zu *Marcellus*. Dieser letztere wird nun bei Anwendung von Kälte *Telamonides* werden, der erste dagegen wird ganz oder zum Theil in die Urform *Walshii* zurückschlagen.

Man sollte erwarten, dass die zweite und dritte Generation noch leichter und in einem grösseren Procentsatze zurück-

schlage als die erste, eben weil diese letztere zuerst die neue Marcellusform angenommen hat; allein aus den vorliegenden Versuchsreihen lässt sich in dieser Hinsicht kein sicherer Schluss ziehen. So überwinterten allerdings von der ersten Sommergeneration nur sieben Puppen unter 67 und gaben *Telamonides*; während von der zweiten Generation 40 von 76 Puppen überwinterten, von der dritten 29 unter 42 Puppen; aber zu sicheren Schlüssen würde doch eine grössere Versuchsreihe nothwendig sein.

Nach den bisher mitgetheilten Erfahrungen konnte man vielleicht immer noch der Vermuthung zuneigen, als ob bei dem Saison-Dimorphismus die auf das einzelne Individuum einwirkenden äusseren Einflüsse ihm direct die eine oder die andre Gestalt aufnöthigten. Ich habe selbst diese Ansicht lange Zeit gehegt, sie ist indessen nicht haltbar. Dass nicht etwa Kälte die eine, Wärme die andre Zeichnung hervorbringt, geht schon daraus hervor, dass bei *Pap. Ajax* jede Generation beiderlei Formen hervorbringt, sowie weiter daraus, dass ich die vierte (überwinternde) Generation von *V. Levana* oft ganz in Zimmerwärme erzogen und doch stets die Winterform erhalten habe. Man könnte aber geneigt sein, nicht die Temperatur *direkt* verantwortlich zu machen, sondern vielmehr die durch die Temperatur bewirkte Verlangsamung oder Beschleunigung der Entwicklung.

Ich gestehe, dass ich lange Zeit hindurch in diesem Moment den wahren Grund des Saison-Dimorphismus gefunden zu haben glaubte. Bei *V. Levana* sowohl als bei *Pieris Napi* ist der Unterschied der Puppendauer bei Winter-und Sommerformen ein sehr grosser. Bei der Sommergeneration von *V. Levana* beträgt dieselbe in der Regel 7-12 Tage, bei der Wintergeneration dagegen ungefähr 200 Tage.

Allerdings hann man bei letzterer die Puppenruhe abkürzen, indem man die Puppen in der Wärme hält; aber doch habe ich von den im September verpuppten Raupen nur in einem Falle schon Ende Dezember zwei oder drei Schmetterlinge erhalten, gewöhnlich schlüpften dieselben erst im Laufe

des Februar und März aus, und im März sind sie bei warmem Wetter auch schon im Freien zu sehen. Die grösste Abkürzung der Puppenperiode lässt doch immer noch eine Puppenzeit von mehr als 100 Tagen übrig.

Grade aus dieser Beobachtung geht aber hervor, dass nicht die Entwicklungsdauer im einzelnen Falle die Gestalt des Schmetterlings bestimmt, also den Ausschlag giebt, ob Winter-oder Sommerform entstehen soll, sondern dass umgekehrt die Puppendauer abhängig ist von der Entwicklungsrichtung, welche der werdende Schmetterling in der Puppe eingeschlagen hat. Auch lässt sich dies sehr gut verstehen, wenn man bedenkt, dass die Winterform während unzähliger Generationen stets eine lange Puppenruhe gehabt haben muss, die Sommerform aber stets eine kurze. Die Gewohnheit langsamer Entwicklung muss sich bei der ersteren ebenso sehr befestigt haben als die einer raschen Entwicklung bei der zweiten, und es kann durchaus nicht überraschen, wenn wir sie diese Gewohnheit nicht bei der ersten, sich darbietenden Gelegenheit aufgeben sehen.

Dass sie aber doch gelegentlich aufgegeben wird, beweist uns um so mehr, dass die Dauer der Puppenentwicklung so wenig, als die Temperatur *direct* und im einzelnen Fall die Schmetterlingsform bestimmt.

So giebt z. B. der theoretisch ganz unbetheiligte Edwards ausdrücklich an, dass zwar in der Regel die beiden Winterformen von *Pap. Ajax*, nämlich die *var. Telamonides* und *Walshii* nur nach einer Puppenruhe von 150-270 Tagen auftreten, dass aber einzelne Fälle vorkommen, bei welchen die Puppenruhe nicht mehr beträgt, als bei der Sommerform, nämlich nur 14 Tage (1). Aber auch bei *V. Levana* kommt Ähnliches vor; denn nicht

(1) Anm. So erhielt Edwards aus Eiern von *Walshii* die am zehnten April gelegt worden waren, nach vierzehntägiger Puppenruhe vom 1-6 Juni: 58 Schmetterlinge der *Marcellus*form, 1 der *Walshii* und 1 der *Telamonides*form.

nur lässt sich — wie bereits erwähnt wurde — die Wintergeneration durch künstliche Wärme in ihrer Entwicklung bis zu einem gewissen Grad treiben, sondern die Sommergeneration bringt manchmal Rückschlagsformen hervor, ohne dass eine Verzögerung der Entwicklung stattgefunden hat. Die halbe Rückschlagsform *Porima* war bekannt, lange bevor man daran dachte, sie künstlich durch Einwirkung von Kälte zu erzeugen; sie kommt gelegentlich, allerdings wie es scheint sehr selten, mitten im Sommer im Freien vor.

Wenn nun meine Deutung der Verhältnisse richtig, die Winterform die primäre, die Sommerform die sekundäre ist, und solche Individuen der Sommergeneration, welche freiwillig oder künstlich zur Annahme der Winterform sich herbeilassen, als atavistische zu betrachten sind, so liegt der Gedanke nahe, ob denn blos niedrige Temperatur diesen Rückschlag einzuleiten im Stande ist, oder nicht vielleicht auch anderweitige äussere Einflüsse.

Dies Letztere scheint nun in der That der Fall zu sein. Ausser rein inneren Ursachen wie sie vorhin bei *Pap. Ajax* nachgewiesen wurden, scheinen Wärme und mechanische Bewegung den Rückschlag einleiten zu können.

Dass ungewöhnlich hohe Wärme Rückschlag veranlassen kann, schliesse ich aus folgender Beobachtung. Ich zog im Sommer 1869 die erste Sommerbrut von *V. Levana.* Die Raupen verpuppten sich in der zweiten Hälfte des Juni, und von dieser Zeit bis zu ihrem Ausschlüpfen vom 28 Juni — 5 Juli herrschte grosse Hitze. Während nun sonst die Zwischenform *Porima* im Freien oder bei Züchtungen eine sehr grosse Seltenheit ist, die mir z. B. unter vielen Hunderten von Exemplaren nie vorgekommen ist, befanden sich unter den 60-70 ausschlüpfenden Schmetterlingen dieser Brut etwa 8-10 Porima-Exemplare. Ein exacter Versuch ist dies allerdings nicht, aber eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass die hohe Sommertemperatur hier den Anstoss zum Rückschlag gegeben habe, scheint mir doch vorzuliegen.

Auch für das zweite Moment, dem ich die Fähigkeit zuschreiben möchte, Rückschlag zu veranlassen, kann ich keinen absoluten Beweis vorbringen, da alle diese Nebenfragen experimentell zu erledigen eine unendliche Menge Zeit erfordert hätte; doch besitze ich eine Beobachtung, die es mir wahrscheinlich macht, dass mechanische andauernde Bewegung auf die Entwicklung der Puppen ähnlich einwirkt, wie Kälte d. h. dass sie dieselbe verzögert und zugleich Rückschlag veranlasst.

Ich hatte eine grosse Anzahl Puppen der ersten Sommerbrut von *Pieris Napi* aus Eiern gezogen und zwar in Freiburg, wechselte dann aber und zwar noch während viele Raupen in der Verpuppung begriffen waren, den Aufenthalt und reiste mit den Puppen sieben Stunden lang auf der Eisenbahn. Obgleich nun sonst diese Generation des kleinen Weisslings stets noch im Sommer und zwar meist im Juli desselben Jahres und als Sommerform (var. *Napaeae*) ausschlüpft, so erhielt ich doch von allen diesen zahlreichen Puppen während des Jahres 1872 keinen einzigen Schmetterling. Im Winter hielt ich sie im geheizten Zimmer und trotzdem schlüpften erst im Januar 1873 die ersten Schmetterlinge aus, und die übrigen folgten im Februar, März, April; zwei Weibchen sogar erst in Juni. Alle aber erwiesen sich als exquisite Winterform! Der ganze Entwicklungsgang war genau ebenso, als hätte Kälte auf die Puppen eingewirkt, und ich wüsste in der That keine andre Ursache für dieses ganz ungewöhnliche Verhalten aufzufinden, als das siebenstündige Rütteln, dem die Puppen während der Eisenbahnfahrt ausgesetzt waren! und zwar unmittelbar nach oder noch während ihrer Verpuppung.

Offenbar ist für die Theorie des Saison-Dimorphismus die eine Thatsache von fundamentaler Wichtigkeit, dass die Sommerform zwar wohl in die Winterform verwandelt werden kann, nicht aber diese in die Sommerform. Ich habe für diese Thatsache bisher nur die Versuche mit *V. Levana* angeführt; es liegen mir indessen

auch solche mit *Pieris Napi* vor. Ich operirte aber nicht mit der gewöhnlichen Winterform von *P. Napi*, sondern ich wählte mir zu diesem Versuch die allen Entomologen wohlbekannte Varietät *Bryoniae* aus. Diese ist gewissermassen die potenzirte Winterform von *Napi;* im männlichen Geschlecht (Fig. 14) gleicht sie bis auf minutiöse Unterschiede genau der gewöhnlichen Winterform, im weiblichen aber unterscheidet sie sich von *Napi* durch graubraune Bestäubung der ganzen Oberseite (Fig. 15). Diese Form *Bryoniae* kommt in den Polarländern als einzige Form von *Napi* vor, ausserdem findet sie sich nur noch auf den Hochalpen, wo sie auch auf abgeschlossenen Matten als einzige Form fliegt, an andern Stellen aber, die weniger isolirt sind, vermischt mit der gewöhnlichen Form des Falters. An beiden Orten macht *Bryoniae* nur *eine* Generation im Jahre und muss demnach nach meiner Theorie als Stammform von *Pieris Napi* betrachtet werden.

Ist diese Voraussetzung richtig, ist wirklich die Varietät *Bryoniae* die aus der Eiszeit an einigen Punkten der Erde noch erhaltene Urform, *Napi* aber in ihrer Winterform die erste durch wärmeres Klima allmälig entstandene secundäre Form, so kann es unmöglich gelingen, aus Bryoniae-Puppen durch Einwirkung von Wärme jemals die gewöhnliche Napiform zu erzeugen, da nur durch Cumulation im Laufe zahlreicher Generationen, nicht aber durch einmalige Einwirkung die jetzt herrschende Form des Falters entstanden sein muss.

Ich stellte nun den Versuch in der Weise an, dass ich in der ersten Hälfte des Juni in einem einsamen und gänzlich abgeschlossenen Alpenthal Weibchen von *Bryoniae* einfing und sie in einen geräumigen Zwinger setzte, wo sie an Blumen umherflogen und mehrere hundert Eier an gewöhnlichen Kohl absetzten. Obwohl die Raupen in Freiheit sich von einer andern, mir unbekannten Pflanze ernähren, frassen sie doch munter den Kohl, wuchsen rasch heran und verpuppten sich Ende Juli. Ich brachte nun die Puppen in ein Treibhaus, in welchem die Temperatur zwischen 12 und 24° R.

schwankte, allein trotz dieser grossen Wärme und was gewiss von besonderer Wichtigkeit ist, trotz des Mangels stärkerer nächtlicher Abkühlung schlüpfte doch nur ein einziger Schmetterling noch in demselben Sommer aus, und zwar ein Männchen, das sich durch gewisse minutiöse Merkmale in der Zeichnung mit voller Sicherheit als Var. *Bryoniae* kennzeichnete. Die andern Puppen überwinterten im geheizten Zimmer und ergaben von Ende Januar an bis Anfang Juni noch 28 Schmetterlinge, welche alle exquisite var. *Bryoniae* waren.

Der Versuch bestätigt also die Ansicht, dass *Bryoniae* die Stammform von *Napi* ist, und die bisherige Bezeichnung der Systematiker müsste somit eigentlich umgekehrt werden, man müsste *Pieris Bryoniae* als Artname aufstellen, die Winter- und Sommerform des Weisslings wie sie in unsern Ebenen vorkommt, als var. *Napi* und *Napaeae* bezeichnen. Doch möchte ich es nicht auf mich nehmen, die unendliche Confusion in der Synnonymik der Schmetterlinge noch zu vermehren. In gewissem Sinne ist es ja auch ganz richtig, die forma *Bryoniae* als Klima-Varietät zu bezeichnen, denn sie ist in der That durch das Klima bestimmt, wenn nicht hervorgerufen, so doch festgehalten, nur ist sie nicht eine sekundäre, von *Napi* abzuleitende Klima-Abweichung, sondern die primäre.

In diesem Sinne könnte man wahrscheinlich die meisten Arten als Klima-Varietäten bezeichnen, insofern als sie nämlich unter dem Einfluss eines andern Klimas allmälig neue Charaktere annehmen würden, unter dem Einflusse des jetzt an ihrem Wohnbezirk herrschenden Klimas aber ihre jetzige einmal gewonnene Form gewissermassen erworben haben und beibehalten.

Die *var. Bryoniae* ist aber von ganz besonderem Interesse, weil sie die Beziehungen klar legt, welche zwischen der klimatischen Varietät und dem Saison-Dimorphismus bestehen, wie dies im nächsten Abschnitt dargelegt werden soll.

Hier muss zuerst noch die Richtigkeit der aufgestellten Theorie einer weiteren Probe unterzogen werden.

Es wurde gezeigt, dass die secundären Formen saison-dimorpher Schmetterlinge nicht alle in gleichem Grade die Neigung zum Rückschlag besitzen, dass vielmehr diese individuell verschieden ist. Da die Rückkehr zur primären Form gleichbedeutend ist mit dem Aufgeben der secundären, die grössere Neigung zum Rückschlag also gleichbedeutend mit grösserer Neigung zum Aufgeben der secundären Form, dies aber wieder einer geringeren Festsetzung dieser letzteren gleichkommt, so muss daraus geschlossen werden, dass die Individuen der Art verschieden stark von dem Klimawechsel beeinflusst werden, so dass die neue Gestalt sich bei den einen früher befestigt, als bei den andern. Daraus muss nun nothwendig ein Variabelwerden der betreffenden Generation hervorgehen, d. h. die einzelnen Individuen der Sommergenerationen müssen stärker in Zeichnung und Färbung differiren, als dies bei der Wintergeneration der Fall ist. Wenn die Theorie richtig ist, müssen die Sommergenerationen variabler sein, als die Wintergenerationen, wenigstens so lange, als nicht auch bei ihnen durch fortgesetzte Einwirkung der Wärme, verbunden mit steter Kreuzung der in verschiedenem Grade abgeänderten Individuen, eine Ausgleichung der individuellen Abweichungen im höchstmöglichen Grade zu Stande gekommen ist.

Auch hier wird die Theorie durch die Thatsachen vollkommen bestätigt. Bei *Vanessa Levana* ist ganz entschieden die Levanaform sehr viel constanter, als die Prorsaform. Erstere ist in geringem Grade sexuell-dimorph, die Weibchen sind heller, die Männchen dunkler gefärbt. Berücksichtigt man diese Verschiedenheit der Geschlechter, die in noch geringerem Grade auch bei der Prorsaform vorkommt, so wird man die obige Angabe richtig finden, dass die Levanaform nur wenig variirt, jedenfalls ungleich weniger, als die *Prorsa*, bei welcher die grössten Verschiedenheiten in dem Auftreten gelber Streifen, in dem Schwinden des schwarzen

(von der Levanazeichnung übrig gebliebenen) Fleckes auf der weissen Binde der Hinterflügel vorkommen, so dass es schwer ist, zwei völlig gleiche Individuen herauszufinden. Und dabei kommt noch in Anschlag, dass die Levanazeichnung als die bei Weitem complicirtere viel leichter dem Variiren ausgesetzt sein sollte. Ganz dasselbe findet sich bei *Pieris Napi.* Auch hier ist die *var. aestiva* bedeutend variabler als die *var. vernalis.* Aus dem Verhalten der von mir als Stammform aufgefassten *var. Bryoniae* dagegen könnte man versucht sein, einen Einwurf gegen die Theorie herzuleiten; denn diese ist sowohl in den Alpen, als im Jura, wo sie auf grösseren Höhen ebenfalls vorkommt, bekanntermassen ausserordentlich variabel in Färbung und Zeichnung. Nach der Theorie sollte sie aber noch konstanter sein, als die Wintergeneration der Ebene, weil sie die ältere ist, also auch in ihren Charakteren die befestigtere sein sollte.

Man darf aber nicht vergessen, dass Variabilität bei einer Art nicht blos auf dem e i n e n eben angedeuteten Wege ungleich starker Reaktion der Individuen auf Einwirkung abändernder Reize entstehen kann, sondern vor Allem auch durch Kreuzung zweier getrennt entstandener, später aber in Berührung gekommener nahestehender Varietäten. In den Alpen, wie im Jura dringt von der Ebne her überall die gewöhnliche Form von *Napi* gegen die Flugplätze von *Bryoniae* vor, und eine Kreuzung zwischen beiden Formen wird an den meisten dieser letzeren gelegentlich, an vielen sogar häufig stattfinden, so dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn an einigen Orten (z. B. bei Meiringen) eine förmliche Musterkarte von Übergangsformen zwischen *Napi* und *Bryoniae* umherfliegt.

Der förmliche Beweis aber dafür, dass Kreuzung die Ursache der grossen Variabilität von *Bryoniae* in dem Alpengebiet ist, liegt darin, dass sie in den Polarländern « d u r c h a u s n i c h t s o v a r i a b e l i s t, w i e i n d e n A l p e n, s o n d e r n z i e m l i c h c o n s t a n t, nach etwa 40-50 im norwegischen Stücken zu schliessen ». So schreibt mir auf

meine Anfrage mein verehrter Freund, Herr D.r Staudinger, der selbst zwei Mal die Sommermonate in Lappland zugebracht hat. Eine Kreuzung mit *Napi* kann dort nicht stattfinden, da *Napi* nicht vorkommt, die uralte Stammform *Bryoniae* hat desshalb dort ihre ursprüngliche Constanz beibehalten können.

So stimmen also auch hier die Thatsachen mit den Erfordernissen der Theorie.

II. Saison-Dimorphismus und klimatische Varietät.

Wenn Saison-Dimorphismus — wie zu zeigen versucht wurde — durch langsame Wirkung veränderten Sommerklimas entsteht, so ist derselbe also nichts Andres, als die Spaltung einer Art in zwei klimatische Varietäten an ein und demselben Orte, und wir müssen erwarten, mannigfache Zusammenhänge zwischen der gewöhnlichen, einfachen Klimavarietät und dem Saison-Dimorphismus zu finden.

Es kommen nun in der That Fälle vor, in welchen Saison-Dimorphismus und Klimavarietät in einander übergehen und derart mit einander verflochten sind, dass die auf experimentellem Wege gewonnene Ansicht über Natur und Entstehung des Saison-Dimorphismus Bestätigung findet. Ehe ich indessen näher darauf eingehe, ist es nöthig, sich über den Begriff « Klima-Varietät » zu verständigen, da derselbe nicht selten auf ganz heterogene Dinge, jedenfalls oft sehr willkürlich angewandt wird.

Meiner Ansicht nach sollte scharf unterschieden werden zwischen Klima-und Localvarietäten und unter den ersteren nur solche verstanden werden, welche durch direkte Einwirkung klimatischer Einflüsse entstanden sind, unter der allgemeineren Bezeichnung der Localformen aber alle solche Abweichungen, welche ihren Ursprung aus

andern Ursachen herleiten, also z. B. aus indirekter Einwirkung der äusseren Lebensverhältnisse oder auch Umständen, welche gar nicht in Klima und äusseren Lebensverhältnissen von heute ihren Grund haben, sondern etwa in geologischen Veränderungen, welche Isolirung hervorriefen. So können sich z. B. alte, sonst längst ausgestorbene Arten unter dem Schutze der Isolirung an einzelnen Stellen der Erde erhalten haben, während andere, welche im Zustande der Variabilität einwanderten, sich an solchen Orten durch Amixie (Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des übrigen Wohngebietes) in Lokal-Varietäten umbilden konnten. Im einzelnen Falle kann es schwer, oder im Augenblick sogar geradezu unmöglich sein, zu bestimmen, ob man eine klimatische, oder eine aus andern Ursachen entstandene Localform vor sich hat; grade desshalb aber sollte man mit der Bezeichnung klimatische Varietät vorsichtiger sein.

Die Voraussetzung, dass im wahren Sinne des Wortes klimatische Formen bestehen, ist soviel mir bekannt, ohne Anstand von allen Zoologen gemacht worden, auch liegen ja eine Anzahl sicher beobachteter Thatsachen vor, welche beweisen, dass lediglich durch neue klimatische Einflüsse auf directem Wege bestimmte Veränderungen einer Art hervorgerufen werden können. Bei Schmetterlingen ist es in vielen Fällen möglich, ächte Klima-Varietäten von andern Localformen zu sondern, einmal dadurch, dass es sich nur um bedeutungslose, nicht um biologisch wichtige Abänderungen handelt, dass also Naturzüchtung als Ursache der Abänderung von vornherein ausgeschlossen werden kann, dann durch die streng nach dem Klima geregelte geographische Verbreitung, welche nicht selten sogar den Nachweis von Übergangsformen auf einem zwischen zwei extremen Klimaten gelegenen Mittelgebiete erlaubt.

Nur auf solche, unzweifelhafte Klima-Varietäten werde ich mich beziehen, wenn ich in Folgendem versuche, den Zusammenhang zwischen einfacher Klima-Varietät und Saison-Dimorphismus klar zu legen.

Ein solcher Fall in welchem die Winterform eines saisondimorphen Schmetterlings auf anderen Wohngebieten als einzige Form, das heisst als klimatische Varietät vorkommt wurde bereits im vorigen Abschnitt angefürt. Ich meine den Fall von *Pieris Napi*, denn die Winterform dieser im gemässigten europäischen Flachland saisondimorph auftretenden Art kommt in Lappland und auf den Alpen als monomorphe klimatische Varietät vor, freilich in einer noch höheren Entwicklung des Wintertypus, als *var. Bryoniae.*

Sehr analog ist der Fall von *Antocharis Belia*, ebenfalls einem Schmetterling aus der Familie der Weisslinge, der in den Mittelmeerländern bis ins mittlere Frankreich hinein vorkommt und dort überall einen sehr scharf ausgeprägten Saison-Dimorphismus aufweist. Seine Sommergeneration wurde bis in die neueste Zeit als besondere Art *A. Ausonia* beschrieben, und erst durch Staudingers Züchtungsversuche ist es nachgewiesen, dass beide vermeintliche Arten genetisch zusammenhängen.

Diese Art kommt nun ausser in den genannten Ländern auch noch an einer kleinen Stelle in den Alpen vor, in den Walliser Bergen in der Umgebung des Simplon-Passes. Bei dem kurzen Sommer des Alpenklimas macht sie dort nur eine Generation, und diese trägt vollkommen die Charaktere der Winterform an sich, nur wenig modificirt durch etwas stärkere zottige Behaarung des Körpers, wie sie vielen alpinen Schmetterlingen eigen ist. Diese *var. Simplonica* ist also hier einfache Klima-Varietät während sie in den Ebenen Spaniens und Südfrankreichs als Winterform einer saisondimorphen Art auftritt.

Offenbar entspricht diese *Anthocharis var. Simplonica* genau der *var. Bryoniae* von *Pieris Napi*; die Wahrscheinlichkeit, dass auch sie als die aus der Eiszeit übriggebliebene Stammform der Art betrachtet werden muss, ist wohl sehr gross, wenn auch nicht wie bei *Bryoniae* behauptet werden kann, dass sie seit der Eiszeit nicht vielleicht irgend eine kleine Veränderung eingegangen sei. Bei *Bryoniae* verbietet sich

diese Annahme, da die Art in Lappland und auf den Alpen jetzt noch völlig übereinstimmt ([1]). *Anthocharis Simplonica* scheint in den Polarländern überhaupt nicht vorzukommen.

Sehr interessant ist einer unsrer gemeinsten Bläulinge *Polyommatus Phlaeas* L., der eine sehr grosse Verbreitung besitzt und von Lappland bis nach Spanien und Sicilien reicht. Vergleicht man Exemplare dieses schönen rothgoldenen Falters aus Lappland mit solchen aus Deutschland, so lässt sich kein constanter Unterschied auffinden. Dennoch hat dieser Schmetterling in Lappland nur e i n e Generation, in Deutschland z w e i im Jahre; Winter-und Sommergeneration gleichen sich aber vollständig, und ganz ebenso sind Exemplare gefärbt, welche im Frühling an der ligurischen Küste und in Sardinien gefangen wurden (Fig. 21). Man könnte danach glauben, dass diese Art ausserordentlich indifferent gegen klimatische Einflüsse sei. Allein die südeuropäische Sommergeneration unterscheidet sich von der eben erwährten Wintergeneration nicht unbedeutend, indem bei ihr das glänzende Rothgold von einer dichten schwarzen Bestäubung beinahe verdeckt wird (Fig. 22). Die Art ist also unter dem Einfluss des warmen südlichen Klima's saisondimorph geworden, was sie in Deutschland nicht wurde, obgleich sie auch dort zwei Generationen macht. Niemand, der nur die sardinische Sommerform nicht auch die dortige Winterform kennte, würde zweifeln, sie als Klima-Varietät unsres *P. Phlaeas* zu betrachten, oder umgekehrt die deutsche (nördliche) als Klima-Varietät der südlichen Sommerform, je nachdem man die eine oder die andre als die primäre Gestalt der Art annimmt.

Noch verwickelter ist das Verhältniss bei einem andern Bläuling *Lycaena Agestis*, insofern hier ein doppelter Saison-Dimorphismus vorliegt Der Schmetterling kommt in dreierlei

([1]) Anm. Nach brieflicher Mittheilung des Herrn D.r S t a u d i n g e r werden die Weibchen von *Bryoniae* in Lappland nie so ganz dunkel, als öfters in den Alpen, zeigen dagegen nicht selten statt Weiss eine g e l b e Grundfärbung. Gelbe Individuen sind indessen auch in den Alpen nicht selten und bilden im Jura sogar die Regel.

Gestalt vor, A und B wechseln in Deutschland miteinander ab als Winter-und Sommerform, B und C dagegen folgen in Italien als Winter-und Sommerform aufeinander, die Form B kommt also beiden Klimaten zu, aber in Deutschland tritt sie als Sommer-, in Italien als Winterform auf. Die deutsche Winterform A fehlt Italien vollständig, wie ich aus zahlreichen selbstgefangenen Exemplaren weiss, die italienische Sommerform dagegen (*var. Allous*) kommt in Deutschland nicht vor. Die Unterschiede zwischen den drei Formen sind auffallend genug. Die Form A (Fig. 17) ist auf der Oberseite schwarzbraun und zeigt höchstens eine Spur schmaler rother Randflecke, während die Form B (Fig. 18) mitt grossen lebhaft ziegelrothen Randflecken geziert ist und C (Fig. 19) sich von B durch ein intensives Gelbbraun der Unterseite auszeichnet. Wer nur die deutsche Winter-und die italienische Sommerform vor sich hätte, würde sie ohne Zweifel als klimatische Varietäten auffassen, sie werden aber verbunden durch die in den Entwicklungsgang Beider eingeschaltete Form B, wodurch eben beide extreme Formen den Charakter blosser Saison-Formen erhalten.

III. Qualität der Abänderungs-Ursachen.

Es ist gezeigt worden, dass die Erscheinung des Saison-Dimorphismus dieselbe nächste Ursache hat, wie die klimatische Varietät, nämlich Veränderung des Klima's, dass sie sogar ihrem Wesen nach geradezu als identisch mit klimaticher Varietät betrachtet werden muss, und sich nur dadurch von der gewöhnlichen, oder wie ich sie genannt habe, einfachen (monomorphen) Klima-Varietät unterscheidet, dass neben der neuen, durch Klimawechsel entstandenen Form die alte fortbesteht und zwar genetisch mit ihr in Zusammenhang, so dass alte und neue Form nach der Jahreszeit miteinander abwechseln.

Es drängen sich nun zwei weitere Fragen der Untersuchung auf, nämlich einmal: wodurch bewirkt Klima-Wechsel

eine Änderung in Zeichnung und Färbung eines Schmetterlings, und zweitens: in wie weit bestimmt die klimatische Einwirkung die Qualität der Abänderung?

Bei der ersten Frage wäre vor Allem zu entscheiden, ob das eigentlich Wirksame beim Klima-Wechsel in der Einwirkung höherer oder niederer Temperatur auf den Organismus liegt, oder vielleicht mehr in der durch höhere Temperatur beschleunigten, durch niedrige verlangsamten Entwicklung. Andere Faktoren der Gruppe von äusseren Lebensbedingungen, welche wir unter dem Namen « Klima » zusammenfassen, können als in diesen Fällen unwesentlich unberücksichtigt bleiben.

Die Frage ist schwer zu entscheiden, da Wärme und kurze Puppendauer, und andrerseits Kälte und lange Puppendauer meist unzertrennlich miteinander verbunden sind, und man ohne grosse Vorsicht leicht zu Trugschlüssen geführt wird, indem man auf Rechnung momentan wirkender Einflüsse setzt, was doch nur Folge langer Vererbung ist.

Wenn bei *Vanessa Levana* auch in sehr kühlen Sommern dennoch stets die Prorsa-und nie die Levanaform auftritt, so würde es doch sehr irrig sein, daraus schliessen zu wollen, dass nicht die Sommerwärme, sondern nur die der Wintergeneration gegenüber immer noch weit kürzere Entwicklungszeit Anlass zur Bildung der Prorsaform gewesen sei. Diese neue Gestalt der Art entsteht nicht plötzlich, sondern ist, wie aus den oben angeführten Versuchen schon zur Genüge hervorging, erst im Laufe vieler Generationen entstanden, während welcher meistens Sommerwärme und kurze Entwicklungsdauer zugleich vorhanden waren. Ganz ebenso wäre es unrichtig aus der Thatsache, dass die Wintergeneration stets die Levanaform liefert, auch dann wenn die Puppen keiner Kälte ausgesetzt, sondern im Zimmer erzogen wurden, zu schliessen dass die Winterkälte keinen Einfluss auf die Feststellung ihrer Form gehabt habe. Auch hier müssen die entscheidenden Einflüsse viele Tausende von Generationen hin-

durch wirksam gewesen sein. Jetzt nachdem die Wintergestalt der Art durch so lange Zeiträume hindurch sich befestigt hat, bleibt sie auch dann noch bestehen, wenn der äussere Einfluss (die Kälte), welcher sie hervorrief, momentan einmal fehlt.

Das Experiment kann uns hier nicht weiter helfen: da wir nicht mit langen Zeiträumen experimentiren können; aber es giebt einige Beobachtungen, welche mir entscheidend zu sein scheinen. Wenn wir den *Polyommatus Phlaeas* sowohl in Deutschland als in Italien in zwei Generationen auftreten sehen, von denen die deutschen beide gleich sind, während in Italien die Sommergeneration schwarz wird, so kann dies nicht dem Einfluss kürzerer Entwicklungsdauer zugeschrieben werden, weil diese in Deutschland und Italien dieselbe ist (zwei Generationen im Jahre), sie kann somit nur von der höheren Sommertemperatur hervorgerufen worden sein.

Ähnliche Fälle liessen sich noch manche anführen, doch genügt als Beweis ein einziger. Ich bin desshalb der Ansicht, dass nicht die Entwicklungsdauer das umwandelnde Princip ist bei der Bildung klimatischer Varietäten der Schmetterlinge, sondern lediglich die Temperatur, welcher die Art während ihrer Verpuppung ausgesetzt ist.

Wie hat man sich nun die Wirkung der Wärme auf Zeichnung und Färbung einer Schmetterlingsart vorzustellen? Es ist dies eine Frage, die vollständig nur durch einen Einblick in die geheimnissvollen chemischen Vorgänge beantwortet werden könnte, durch welche der Körper des Schmetterlings sich in der Puppe aufbaut und zwar nur durch einen so vollständigen Einblick bis in die feinsten Detail-Processe hinein, wie wir weit entfernt sind, ihn bei der Entwicklung irgend eines lebendigen Wesens auch nur annähernd zu besitzen. Nichtsdestoweniger lässt sich doch auch in dieser Frage noch ein wichtiger Schritt vorwärts thun, wir können feststelln, dass die Qualität der Abänderung we-

sentlich nicht von der einwirkenden Wärme, sondern vom Organismus selbst abhängt. Es geht dies einmal aus der Qualität der Abänderung bei ein und derselben Art hervor.

Vergleicht man die italienische Sommerform von *Polyommatus Phlaeas* mit ihrer Winterform, so besteht der Unterschied zwischen ihnen lediglich darin, dass das glänzende Rothgold der letzeren bei der Sommerform durch schwarze Schuppen stark verdüstert, gewissermassen überdeckt ist. Der Entomologe spricht von einer « schwarzen Bestäubung » der Oberseite der Flügel, die natürlich nicht wörtlich zu nehmen ist, denn die Anzahl der Schuppen ist bei beiden Formen dieselbe, aber bei der Sommerform sind die meisten Schuppen schwarz, relativ wenige nur roth.

Man könnte nun daraus den Schluss ziehen, dass durch grosse Wärme der Chemismus des Stoffwechsels bei *Phlaeas* in der Weise verändert werde, dass weniger rothes und mehr schwarzes Pigment erzeugt werde. Aber so einfach ist die Sache nicht, es geht das schon aus dem einen Umstand hervor, dass die Sommerformen nicht plötzlich, sondern erst im Laufe zahlreicher Generationen entstanden sind. Es geht aber weiter auch aus dem Verhältniss von beiden Saisonformen bei andern Arten hervor.

So unterscheidet sich die Winterform bei *Pieris Napi* von der Sommerform unter Anderm durch starke schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln. Man kann aber daraus nicht schliessen, dass hier bei der Winterform mehr schwarzes Pigment erzeugt werde, als bei der Sommerform; denn bei dieser sind zwar die Flügelwurzeln weiss, aber dagegen die Flügelspitzen und die schwarzen Flecke auf den Vorderflügeln grösser und tiefer schwarz, als bei der Winterform. Nicht die Quantität des erzeugten schwarzen Pigmentes unterscheidet beide Formen, sondern der Modus seiner Vertheilung auf den Flügeln.

Und selbst bei Arten, deren Sommerform wirklich weit mehr Schwarz enthält, als die Winterform, wie z. B. *Va-*

nessa Levana, lässt sich doch nicht die eine Form aus der andern einfach durch Verbreiterung der vorhandenen schwarzen Stellen ableiten; denn an derselben Stelle, an welcher bei *Levana* ein schwarzes Band verläuft, findet sich bei der sonst viel mehr Schwarz enthaltenden *Prorsa* eine weisse Binde (Vergleiche die Fig. 1-9). Die Zwischenstufen, welche man künstlich durch Kälteeinwirkung auf die Sommergeneration erzeugt hat, zeigen Schritt für Schritt, je nach dem der Rückschlag mehr oder weniger vollständig eingetreten ist, wie mitten auf der weissen Binde der *Prorsa* ein schwarzer Fleck entsteht, der grösser wird, um schliesslich bei der vollständigen Levanaform mit einem andern von vorn in die Binde hereinwachsenden schwarzen Dreieck zu einem schwarzen Band zu verschmelzen. Die weisse Binde der Prorsa- und die schwarze der Levanaform decken sich auch keineswegs, sondern bei *Prorsa* ist eine ganz neue Zeichnung entstanden, die nicht durch blosse Farbenvertauschung aus der Levanazeichnung zu erhalten ist.

Es entsteht also hier unzweifelhaft die neue Form nicht blos dadurch, dass ein gewisses Pigment — hier das Schwarz — in grösserer Menge erzeugt wird, sondern dadurch, dass die Pigmentvertheilung zugleich eine andre wird, dass an derselben Stelle, an welcher früher Schwarz sich ablagerte, jetzt Weiss auftritt, während an einer andern das Schwarz bleibt. Wer die Prorsa-und Levanaform miteinander vergleicht, wird nicht umhin können, sich zu verwundern, wie eine so total verschiedne Zeichnung nur durch die direkte Einwirkung äusserer Verhältnisse entstehen konnte.

Die vielen Zwischenformen aber, die wir künstlich erzeugen können, sind — wie mir scheint — ein neuer Beweis für die Allmäligkeit der Umwandlung. Atavistische Zwischenformen können nur da vorkommen, wo sie in der phyletischen Reihe auch wirklich einmal bestanden haben. Allerdings kann ein Rückschlag nur in einzelnen Charakteren erfolgen, in andern aber die neue Form bestehen bleiben, es ist das sogar die gewöhnlichere Form des Rückschlags, und

es könnte auf diese Weise eine Mischung von Charakteren entstehen, wie sie als phyletisches Stadium nie vorgekommen ist; es können aber gewiss niemals einzelne Charaktere auftreten, die nicht auf irgend einem phyletischen Entwicklungsstadium normale Charaktere waren, es widerspräche dies geradezu dem Begriff des Rückschlags, durch den niemals neue, sondern stets nur schon dagewesene Charaktere in's Leben treten können.

Wenn demnach die atavistischen Formen von *V. Levana*, welche wir als Porimaform bezeichnen, uns die Zeichnungscharaktere in einer grossen Mannigfaltigkeit von Übergängen vor Augen führen, so lässt uns dies auf eine lange Reihe von phyletischen Entwicklungsstadien schliessen, welche durchlaufen werden mussten, ehe sich die Sommergenerationen vollständig in die Prorsaform umwandelten.

Es bestätigt dies also die oben schon vorgetragene Ansicht von der langsamen und cumulirenden Wirkung der Klimaeinflüsse.

Wenn nun aber auch die Wärme zweifellos das Agens ist, welches viele unsrer Schmetterlinge allmälig in Zeichnung und Farbe verändert hat, so geht doch aus dem, was so eben über die Qualität dieser Veränderungen gesagt wurde, zur Genüge hervor, dass die Hauptrolle bei diesem Transmutationsprocess nicht ihr zufällt, sondern dem Organismus, der von ihr beinflusst wird. Durch die Wärme veranlasst, beginnt eine von Generation zu Generation sich steigernde Änderung in den feinsten und letzten Vorgängen des Stoffwechsels, welche nicht blos darin besteht, dass statt des einen Farbstoffs an einer bestimmten Stelle ein andrer abgelagert wird, sondern welcher es eben so gut mit sich bringen kann, dass an einer Stelle Gelb sich in Weiss umsetzt, an einer andern in Schwarz, oder dass an einer Stelle Schwarz sich in Weiss verwandelt, an einer andern aber Schwarz bleibt. Wenn man bedenkt, wie ungemein zäh die kleinsten unbedeutensten Charaktere der Zeichnung bei constanten Schmetterlingsarten von Geschlecht zu Geschlecht vererbt werden,

so muss eine derartige totale Umwandlung um so mehr überraschen und man wird sie nicht aus der Natur der Wärme erklären können, sondern nur aus der Natur der betreffenden Art. Diese reagirt auf Wärme nicht so, wie eine Eisenlösung auf Kaliumeisencyanür, oder auf Schwefelwasserstoff; was vorher Schwarz war, wird jetzt nicht Blau oder Gelb, was Weiss war, wird nicht durchweg Schwarz, sondern es entwickelt sich, ausgehend von der vorhandenen Zeichnung, eine neue, oder wie ich es allgemeiner ausdrücken möchte: Die Entwicklungsrichtung der Art wird eine andere. Die complicirten chemisch-physicalischen Vorgänge im Stoffwechsel des Puppenschlafs verschieben sich allmälig derart, dass daraus als End-Resultante eine neue Zeichnung und Färbung des Schmetterlings hervorgeht.

Dass wirklich bei diesen Vorgängen die Constitution der Art die Hauptrolle spielt, nicht aber das äussere Agens, die Wärme, dass diese vielmehr nur die Rolle des Funkens übernimmt, der wie Darwin sich einmal treffend ausdrückt, die brennbare Substanz entzündet, während die Art und Weise des eingeleiteten Verbrennungsprocesses von der Qualität des explodirenden Stoffes abhängt, dafür sprechen noch weitere Thatsachen.

Wäre es nicht so, so müsste erhöhte Wärme bei allen Schmetterlingen eine bestimmte Farbe stets in derselben Weise verändern, stets also in dieselbe andere Farbe umwandeln. Dem ist aber nicht so, denn während *Polyommatus Phlaeas* im Süden schwarz wird, wird die ebenfalls rothe *Vanessa Urticae* im hohen Norden schwärzer, und viele andere den Entomologen wohlbekannte Beispiele liessen sich dafür anführen.

Dagegen finden wir umgekehrt, dass Arten von ähnlicher physischer Constitution, d. h. also nahe verwandte Arten unter dem gleichen klimatischen Einfluss in analoger Weise abändern. Ein schönes Beispiel dafür bieten unsere Weisslinge (*Pieriden*). Die mei-

sten von ihnen zeigen Saison-Dimorphismus: so *Pieris Brassicae*, *Rapae*, *Napi*, *Krueperi* und *Daplidice*, *Anthocharis Belia* und *Belemia*, *Leucophasia Sinapis*, und bei allen sind die Unterschiede zwischen Winter-und Sommerform ganz ähnlicher Art; erstere zeichnet sich durch starke schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln, durch schwärzliche oder grüne Bestäubung der Unterseite der Hinterflügel aus, während letztere statt dessen intensiv schwarze Flügelspitzen und oft auch Flecke auf den Vorderflügeln besitzt.

Nichts kann aber schlagender beweisen, wie hier Alles von der physischen Constitution abhängt, als die Thatsache, dass bei einzelnen Arten die männlichen Individuen in andrer Weise abändern, als die weiblichen. Die Stammform von *Pieris Napi* (die *var. Bryoniae*) bietet ein Beispiel. Bei allen Pieriden finden sich sekundäre Geschlechtsunterschiede, die Männchen sind anders gezeichnet als die Weibchen, die Arten sind also sexuell dimorph. Nun wurde oben schon erwähnt, dass die Männchen der von mir als Stammform aufgefassten alpin-polaren *var. Bryoniae* sich beinahe gar nicht von den Männchen unsrer deutchen Winterform (*Pieris Napi var. vernalis*) unterscheiden, während die Weibchen so bedeutend differiren [1]. Es hat also der allmälige Klimawechsel, der die Stammform *Bryoniae* in *Napi* verwandelte, eine weit stärkere Wirkung auf das weibliche als auf das männliche Geschlecht ausgeübt. Die äussere Einwirkung war genau dieselbe, aber die Reaction des Organismus war eine verschiedene, und die Ursache der Verschiedenheit kann nirgend anders gesucht werden, als in den feinen Mischungsunterschieden, welche die weibliche von der männlichen physischen Constitution unterscheiden. Wenn wir auch ausser Stand sind, solche Unterschiede näher zu präcisiren, so dürfen wir sie doch aus solchen Beobachtungen mit voller Sicherheit als vorhanden erschliessen.

[1] Vergleiche die Fig. 10 und 14, 11 und 15.

Ich hebe dies besonders desshalb hervor, weil nach meiner Ansicht Darwin seiner sexuellen Züchtung einen zu grossen Einfluss zuschreibt, wenn er die Ausbildung secundärer Geschlechtsunterschiede auf sie allein zurückführt. Der Fall von *Bryoniae* lehrt uns, dass sie auch aus rein inneren Ursachen auftreten können, und ehe nicht das Experiment über die Tragweite der sexuellen Zuchtwahl irgend einen Anhalt geliefert haben wird, bleibt die Ansicht berechtigt, dass der sexuelle Dimorphismus der Schmetterlinge zum grossen Theil in Verschiedenheiten der physischen Constitution der Geschlechter seine Ursache habe. Ganz anders liegt die Sache bei solchen Sexualcharakteren, welche wie die Stimme der männlichen Heuschrecken unzweifelhafte Bedeutung für das Geschlechtsleben besitzen. Diese können gewiss mit grosser Wahrscheinlichkeit von sexueller Züchtung abgeleitet werden.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einen andern ähnlichen Fall anzuführen, bei welchem aber nicht das weibliche, sondern das männliche Geschlecht stärker von dem Klimawechsel betroffen wurde. Der schon oft erwähnte *Polyommatus Phlaeas* ist in unsern Breiten, wie im hohen Norden in beiden Geschlechtern vollkommen gleich in Farbe und Zeichnung, ebenso im Süden in seiner Wintergeneration. Die Sommergeneration aber zeigt einen leichten sexuellen Dimorphismus, der darin besteht, dass bei den Weibchen das Roth der Vorderflügel weniger vollständig von Schwarz verdeckt wird, als bei den Männchen.

IV. Warum sind nicht alle Polygoneuonten saison-dimorph?

Wenn wir als erwiesen annehmen dürfen, dass der Saison-Dimorphismus nichts Anderes ist, als die Spaltung einer Art in zwei Klima-Varietäten an ein und demselben Wohnorte, so drängt sich sogleich die weitere Frage auf, warum nicht

alle Polygoneuonten (Arten welche mehr als *eine* Generation im Jahre produciren) saisondimorph geworden sind.

Um diese zu beantworten, ist es nöthig, näher auf die Entwicklung dieses Saison-Dimorphismus einzugehen. Offenbar beruht dieselbe auf einer eigenthümlichen Art der Vererbung, einer sprungweisen, periodischen, die man versucht sein könnte, mit der von Darwin zuerst hervorgehobenen Vererbung in correspondirendem Lebensalter zu identificiren. Sie fällt indessen keineswegs mit dieser völlig zusammen, wenn sie auch eine grosse Analogie mit ihr besitzt und in letzter Instanz auf ein und demselben Grunde beruhen muss.

Die Darwin'sche « Vererbung in correspondirendem Lebensalter », oder wie Haeckel sie nennt, die « homochrone Vererbung » charakterisirt sich dadurch, dass neue Charaktere stets in demjenigen Lebensalter des Individuums auftreten, in welchem sie zuerst bei seinen Voreltern auftraten; ein Satz, dessen Richtigkeit streng erwiesen wurde, da Fälle bekannt sind, in welchen das erste Auftreten eines neuen (vorzüglich pathologischen) Charakters, sowie seine Vererbung durch mehrere Geschlechter beobachtet wurde. Auch die saisondimorphen Schmetterlinge können einen weiteren Beleg dazu liefern und zwar in besonders werthvoller Weise. Sie zeigen nämlich, dass nicht etwa nur plötzlich entstandene, also wohl aus rein innern Ursachen hervor gegangene Abweichungen diesen Vererbungsmodus einhalten, sondern dass allmälig entstandene, von Generation zu Generation sich häufende, auf Anstoss äusserer Einflüsse hervorgerufene Charaktere sich nur auf diejenigen Lebensstadien vererben, in welchen diese Einflüsse sich geltend machten oder noch machen. Bei allen saisondimorphen Schmetterlingen, welche ich genau untersuchen konnte, fand ich die Raupen der Sommer-und Wintergenerationen völlig identisch; die Einflüsse, welche auf die Puppen einwirkend, die Imagines in zwei klimatische Formen gespalten hatten, waren also ohne alle Einwirkung auf die früheren Entwicklungssta-

dien geblieben. Ich führe speciell an, dass die Raupen sowohl als die Puppen und Eier von *Vanessa Levana* bei der Sommer-und Winterform ganz gleich sind und dasselbe ist der Fall in allen der genannten Stadien von *Pieris Napi* und *Pieris Bryoniae.*

Es soll hier nicht versucht werden, tiefer in das Wesen der Vererbungserscheinungen einzudringen; es genügt das Gesetz bestätigt zu haben, dass Einflüsse, welche nur in bestimmten Entwicklungsstadien des Individuums eintreten, auch wenn sie nicht plötzlich, sondern cumulativ wirken, doch nur dieses einzige Stadium verändern, ohne alle Nachwirkung auf spätere oder frühere Stadien.

Offenbar ist dieses Gesetz von der grössten Wichtigkeit für das Verständniss der Metamorphose. Lubbock (1) hat kürzlich in geistreicher Weise entwickelt, wie man sich die Entstehung der Metamorphose bei den Insecten durch indirecte Einwirkung verschiedener Lebensbedingungen in den verschiedenen Lebensaltern einer Art erklären kann, wie die beissenden Mundtheile einer Raupe sich durch Anpassung an eine andre Ernährungsweise in späterem Alter in saugende umwandeln konnten; eine solche Anpassung verschiedener Entwicklungsstadien einer Art an verschiedenartige Lebensverhältnisse würde aber niemals zur Metamorphose führen können, wenn nicht das Gesetz der homochronen oder periodischen Vererbung die allmäligen Errungenschaften eines bestimmten Lebensalters auch nur auf dasselbe Lebensalter der folgenden Generation übertrüge.

Die Entstehung des Saison-Dimorphismus beruht nun auf der Herrschaft eines ganz ähnlichen Gesetzes, oder genauer einer Vererbungsform, welche sich von der eben betrachteten nur dadurch unterscheidet, dass sie sich hier nicht auf die Stadien der Ontogenese, sondern auf eine ganze Generationsfolge bezieht. Diese Vererbungsform würde sich etwa so formuliren lassen: Wenn umstimmende Einflüsse al-

(1) On the Origin and Metamorphoses of Insects. London 1874.

ternirend eine Reihe von Generationen treffen, so entsteht ein Cyclus von Generationen, indem die Abänderungen sich nur auf die von dem abändernden Einflusse getroffenen Generationen vererben, nicht aber auf die dazwischen liegenden. Charaktere, welche durch den Einfluss des Sommerklimas entstanden, vererben sich nur auf die Sommergenerationen, bei den Wintergenerationen bleiben sie latent, ganz ebenso wie die beissenden Mundtheile der Raupe im Schmetterling latent bleiben und erst in dem Raupenstadium der folgenden Generation wieder hervortreten. Auch dies ist keine blosse Hypothese, sondern der unabweisliche Schluss aus den Thatsachen. Sobald man zugiebt, dass meine Auffassung des Saison-Dimorphismus als einer doppelten Klima-Varietät richtig ist, so folgt daraus unmittelbar das Gesetz der cyclischen (¹) Vererbung, wie ich es zum Unterschied von der die Stadien der Ontogenese betreffenden homochronen Vererbung nennen möchte. Diese cyclische Vererbung bildet offenbar die Grundlage aller jener Erscheinungen welche man unter dem Namen des Generationswechsels zusammenfasst, wie dies später entwickelt werden soll.

Es verhalten sich also die aufeinander folgenden Generationen hier genau ebenso, wie dort die Entwicklungsstadien eines Individuums, und es muss erlaubt sein, daraus den Rückschluss zu ziehen, dass in der That — wie wir es aus andern Gründen schon lange annehmen — eine Generation nur ein Entwicklungsstadium im Leben der Art ist. Es scheint mir darin eine schöne Bestätigung für die Richtigkeit der Entwicklungslehre (Descendenztheorie) zu liegen.

(¹) Anm. Ich dachte zuerst daran die beiden Formen cyclischer oder homochroner Vererbung als ontogenetisch-und phyletisch-cyclische zu bezeichnen. Ersteres wäre stets richtig, Letzteres aber passte zwar beim Generationswechsel, bei welchem wirklich zwei oder mehrere phyletische Stadien miteinander abwechseln, nicht aber bei allen den Fällen, welche ich (siehe unten!) der Heterogonie zurechne und bei welchen, wie grade beim Saison-Dimorphismus, eine Reihe von Generationen desselben phyletischen Stadiums den Ausgangspunkt bildet.

Wenn nun aber — um zu der in diesem Abschnitt zu lösenden Frage zurückzukehren — der abwechselnde Einfluss von Kälte im Winter und Wärme im Sommer nach dem Gesetz der cyclischen Vererbung zur Ausbildung einer Winter- und Sommerform führen muss, warum — so müssen wir abermals fragen — finden wir nicht bei allen Polygoneuonten unter den Schmetterlingen die Erscheinung des Saison-Dimorphismus?

Man wird zuerst daran denken, dass nicht alle Arten die gleiche Empfindlichkeit gegen Temperatur-Einflüsse zu haben brauchen; ja es lässt sich sogar aus den qualitativ so sehr verschiedenen Differenzen zwischen Winter-und Sommerform der verschiednen Arten mit Bestimmtheit eine verschieden grosse Empfänglichkeit für den modificirenden Einfluss der Temperatur ableiten. Allein damit reicht man zur Erklärung nicht aus; denn es giebt Schmetterlinge, die überall, wo sie vorkommen, zwei völlig gleiche (1) Generationen produciren und dennoch unter verschiedenem Klima als Klima-Varietät auftreten. So *Pararga Egeria* (Fig. 23) deren südliche Varietät *Meione* (Fig. 24) sogar noch durch eine Mittelform der ligurischen Küste mit ihr verbunden wird. Hier besteht also eine entschiedene Reactionsfähigkeit auf Temperatureinflüsse, und doch ist keine Scheidung in Sommer-und Winterform eingetreten.

Man könnte nun daran denken, eine verschiedene Art der Vererbung als Ursache des verschiedenen Verhaltens anzunehmen, also einfach zu sagen: nicht immer werden Veränderungen, welche durch Klimawechsel erzeugt wurden, alternirend vererbt, d. h. nur auf die correspondirenden Ge-

(1) Anm. Es beruht auf einem Jrrthum, wenn der sonst sehr genaue Meyer-Dürr in seinem « Verzeichniss der Schmetterlinge der Schweiz » (1852) S. 207 angiebt, die Winter-und Sommergeneration von *P. Egeria* unterschieden sich durch kleine Abweichungen im Flügelschnitt und in der Zeichnung. Die Charaktere, welche Meyer für die Sommerform angiebt, passen viel mehr auf das weibliche Geschlecht. Es besteht bei dieser Art ein sehr geringfügiger sexueller Dimorphismus, aber kein Saison-Dimorphismus.

nerationen, sondern zuweilen auch kontinuirlich, also so, dass sie in jeder Generation zu Tage treten, in keiner blos latent vorhanden sind. Die Ursachen warum in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Vererbungsform einträte, könnten dann nur innere, d. h. im Organismus selbst gelegene sein, und über ihr eigentliches Wesen liesse sich einstweilen so wenig aussagen, als über das Wesen irgend eines Vererbungs-Vorganges. In ähnlicher Weise hat Darwin eine doppelte Art der Vererbung in Bezug auf die neuen Charaktere angenommen, welche durch geschlechtliche Züchtung hervorgerufen werden; bei der einen bleiben diese Charaktere auf das Geschlecht beschränkt, welches sie erwarb; bei der andern werden sie auch auf das andere Geschlecht vererbt, ohne dass sich angeben liesse, warum in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Form der Vererbung eintritt.

Bei der sexuellen Züchtung mag diese Art der Erklärung statthaft sein, da es nicht undenkbar ist, dass gewisse Charaktere von der physischen Natur des einen Geschlechtes nicht so leicht, oder selbst gar nicht hervorgebracht werden können, als von der des andern Geschlechtes; in unserm Falle aber kann in der physischen Constitution der einen Generation unmöglich ein Hinderniss zur Übernahme eines vererbten Charakters liegen, insofern diese Constitution vor dem Eintritt des Dimorphismus bei allen aufeinanderfolgenden Generationen gleich war und erst durch den ungleichen Einfluss der Temperatur auf die alternirenden Generationen jeden Jahres, in Verbindung mit cyclischer Vererbung insoweit ungleich geworden ist, dass daraus ein Wechsel der Artcharaktere resultirt. Wenn dass Gesetz der cyclischen Vererbung überhaupt ein Gesetz ist, dann muss es auch in allen Fällen Geltung haben, und es kann niemals vorkommen, dass Charaktere, welche von der Sommergeneration erworben wurden, auch auf die Wintergeneration von vorn herein vererbt werden.

Ich will zwar die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass später, nachdem sehr zahlreiche Generationen hindurch alternirende Vererbung streng eingehalten wurde, ein Moment eintritt, wo der überwiegende Einfluss mehrfacher Sommergenerationen sich schliesslich auch bei der Wintergeneration derart geltend macht, dass die Sommer-Charaktere nun auch bei ihr zum Vorschein kommen, statt wie bisher latent zu bleiben. Man könnte sich vorstellen, dass auf diese Weise zuerst nur wenige, später immer zahlreichere Individuen der Sommerform sich annähern, bis schliesslich der ganze Dimorphismus verschwunden und die Art wieder monomorph geworden wäre, bis also die neue Gestalt der Art die Alleinherrschaft errungen hätte. Eine solche Vermuthung würde sich sogar jetzt schon durch einige Thatsachen stützen lassen, wie denn oben bereits eine der Theorie scheinbar widerstreitende Beobachtung an *Vanessa Levana* in diesem Sinne gedeutet wurde. Ich meine die Thatsache, dass zuweilen einzelne Schmetterlinge der Wintergeneration noch im Oktober ausschlüpfen und zwar in der Prorsaform, statt wie die andern zu überwintern und im nächsten Frühjahr in der Levanaform zu erscheinen. Auch die Thatsache, dass die Winterform von *Pieris Napi* im weiblichen Geschlecht nicht mehr die auffallende Färbung der Stammform *Bryoniae* beibehalten hat, liesse sich als Beeinflussung der Wintergeneration durch die mehrfachen Sommergenerationen deuten, und nicht minder kann die Doppelgestalt der Frühjahrsgeneration bei *Papilio Ajax* durch allmälige Umwandlung der alternirenden Vererbung in continuirliche ihre Erklärung finden, wie oben bereits angeführt wurde. Alle diese Fälle sind aber vielleicht auch anderer Auslegung fähig, jedenfalls kann über die Richtigkeit der Vermuthung erst durch weitere Thatsachen entschieden werden.

Sollte indessen dieselbe sich auch als richtig herausstellen, so würde mit ihrer Hülfe sich doch das Fehlen des Saison-Dimorphismus bei Fällen wie *Pararga Egeria* und *Meione* nicht erklären lassen, da hier nur e i n e Sommergeneration vor-

kommt, also ein Überwiegen der Sommercharaktere in Bezug auf die Vererbung nicht angenommen werden kann. Man muss sich somit nach einer andern Erklärung umsehen, und ich glaube sie in dem Umstand zu finden, dass die genannten Schmetterlinge nicht als Puppen überwintern, sondern als Raupen, dass somit die Winterkälte nicht die Entwicklungsvorgänge direct beeinflusst, durch welche das vollendete Insect in der Puppe sich ausbildet. Grade darauf aber scheint es bei der Entstehung jener Färbungsunterschiede anzukommen, welche wir als Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge bezeichnen.

Es geht dies mit grösster Wahrscheinlichkeit aus den oben angeführten Versuchen hervor. Man kann es schon daraus schliessen, dass die Eier, Raupen und Puppen bei der Sommer- und Wintergeneration bei allen darauf untersuchten saisondimorphen Arten völlig gleich sind; nur das Stadium des Schmetterlings zeigt sich verschieden. Weiter daraus, dass Temperatur-Einflüsse, welche die Raupe treffen, niemals eine Veränderung des Schmetterlings nach sich ziehen, sowie endlich daraus, dass die künstliche Hervorrufung des Rückschlags der Sommer- in die Winterform nur durch Einwirkung auf die Puppe zu erzielen ist.

Wir dürfen annehmen, dass zur Eiszeit nicht alle Monogoneuonten als Puppen den Winter überdauerten, da auch heute noch eine ganze Anzahl von ihnen im Raupenstadium überwintern (z. B. *Satyrus Proserpina* u. *Hermione*, *Epinephele Eudora*, *Janira*, *Tithonus*, *Hyperantus*, *Ida* u. s. w.). Als nun das Klima wärmer wurde und in Folge davon bei vielen dieser Monogoneuonten sich allmälig eine zweite Generation einschob, folgte daraus doch keineswegs mit Nothwendigkeit auch eine Verschiebung der Wintergeneration, derart, dass nun die Puppen, statt früher die Raupen überwinterten. Es lässt sich sogar à priori leicht darthun, dass wenn überhaupt eine Verschiebung der Wintergeneration eintrat, dies nur in umgekehrter Richtung geschehen konnte,

nämlich so, dass Arten, welche früher als Raupen den Winter zubrachten, nun im Ei überwinterten, solche aber, welche früher als Puppen überwinterten, jetzt als Raupen. Das Einschieben einer Sommergeneration muss nothwendig das Absetzen derjenigen Brut, welche überwintert, weiter gegen das Ende des Sommers vorrücken; der Rest des Sommers, welcher zur Entwicklung der Eier und Räupchen dienen soll, wird möglicherweise nicht mehr bis zur Verpuppung ausreichen, und die Art, welche als Puppe überwinterte, solange sie monogoneuontisch war, wird jetzt vielleicht als Raupe überwintern müssen.

Eine derartige Verschiebung ist denkbar; gewiss aber ist es, dass viele Arten überhaupt gar keine Verschiebung ihrer Entwicklung erlitten, als sie aus Mono- zu Digoneuonten wurden. Es geht dieses daraus hervor, dass bei vielen Arten aus der Familie der Satyriden, welche heute Digoneuonten sind, die Überwinterung im Stadium der Raupe geschieht, also ganz ebenso wie bei den monogoneuontisch gebliebenen Arten derselben Familie.

Bei allen Digonoeuonten aber, deren Wintergeneration in der Raupenform überwintert, können wir nicht erwarten Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge anzutreffen, da bei ihnen das Puppenstadium ihrer beiden Generationen nahezu denselben Temperatureinflüssen ausgesetzt ist.

Man wird daher zu dem Satze geführt, dass bei Tagschmetterlingen überall da Saison-Dimorphismus entstehen muss, wo die Puppen der alternirenden Jahresgenerationen sehr verschiedenen Temperatur-Einflüssen in regelmässigem Wechsel und lange Zeiträume hindurch ausgesetzt waren.

Damit stimmen die Thatsachen, insofern die meisten Schmetterlinge, welche Saison-Dimorphismus zeigen, auch im Puppenstadium überwintern. So ausser *Vanessa Levana*,

alle Pieriden, *Papilio Machaon*, *Pap. Podalirius*, *Pap. Ajax*. Indessen darf nicht verschwiegen werden, dass Saison-Dimorphismus auch bei einigen Arten vorkommt, welche nicht als Puppen, sondern als Raupen überwintern, wie dies z. B. bei der sehr stark dimorphen *Lycaena Amyntas* der Fall ist. Aber solche Fälle lassen sich auf verschiedene Weise erklären.

Einmal hängt die Bildung einer Klima-Varietät — und als solche müssen wir ja auch die Formen des Saison-Dimorphismus auffassen — keineswegs lediglich von der Grösse der Differenz ab zwischen der Temperatur, welche auf die Puppen der primären, und der Temperatur, welche auf die der secundären Form einwirkte; sie wird vielmehr durch die absolute Temperaturhöhe bestimmt, welche das Puppenstadium trifft. Es geht dies unzweifelhaft daraus hervor, dass manche Arten, wie unser gemeiner Schwalbenschwanz, *Pap. Machaon* und der Segelfalter, *Pap. Podalirius* in Deutschland und dem übrigen gemässigten Europa keine Unterschiede in der Färbung erkennen lassen zwischen ihrer ersten Generation, deren Puppen überwintern und der zweiten, deren Puppenzeit in den Juli fällt, während dieselben Schmetterlinge im südlichen Spanien und Italien in geringem Grade saisondimorph werden. Die unter dem Einflusse der sicilianischen Sommerhitze sich entwickelnden Schmetterlinge haben sich, wenn auch nur in geringem Grade zu klimatischen Varietäten umgebildet. Noch klarer beleuchtet diese Verhältnisse folgende Reflexion. Die mittlere Temperatur von Winter und Sommer in Deutschland differirt um 14, 9° R, also viel bedeutender, als die des deutschen und sicilianischen Sommers, welche nur um 3, 6° R, aus einander stehen; dennoch sind Winter- und Sommergeneration von *Pap. Podalirius* in Deutschland gleich geblieben, die Sommergeneration in Sicilien aber zur Klima-Varietät geworden; in der geringen Steigerung der mittleren Sommer-Temperatur von 15, 0° R (Berlin) auf 19, 4° R (Palermo) muss also die Ursache der Abänderung liegen. Es tritt demnach bei einer bestimmten absoluten Temperaturhöhe die Tendenz zum Va-

riiren in bestimmter Richtung ein, un zwar ist diese Höhe verschieden für die verschiedenen Arten. Letzteres geht daraus hervor, dass erstens der Unterschied zwischen Sommer- und Winterform bei verschiedenen Arten sehr ungleich gross ist, und dass zweitens viele Digoneuonten in Deutschland noch monomorph sind und erst in Südeuropa saisondimorph werden. So die ebenerwähnten *Pap. Machaon* und *Podalirius*, wie auch *Polyommatus Phlaeas*. Der verdienstvolle Zeller hat auf seiner italienischen Reise vom Jahre 1846-47 eine ziemlich grosse Anzahl von Tagschmetterlingen als in schwachem Grade saisondimorph erkannt, welche es in unserm Klima nicht sind (1).

So würde sich also das Vorkommen von Saison-Dimorphismus bei Arten welche wie *Lycaena Amyntas* als Raupen, nicht als Puppen überwintern, einfach daraus erklären, dass die Wintergeneration die primäre Form war, und dass die Steigerung der Sommerwärme seit der Eiszeit beträchtlich genug war, um bei dieser Art die allmälig sich zwischenschiebende zweite Generation zur Abänderung zu veranlassen. Doch lässt sich der Dimorphismus von *Lyc. Amyntas* noch auf andere Weise erklären.

Es könnte nämlich hier eine Verschiebung der Entwicklungszeit stattgefunden haben und zwar in dem oben schon als möglich zugegebenen Sinn, dass die Art früher im Puppenstadium überwinterte, später aber durch das Einschieben einer Sommergeneration in ihrer Entwicklung verrückt wurde und als Raupe überwintern musste. War dies der Fall, dann hat sich die jetzige Winterform, *var. Polysperchon* unter dem Einfluss des Winterklima's festgestellt, sie ist eine ächte Winterform und hatte auch nach der angenommenen Verrückung ihrer Entwicklung keinen Grund, sich umzuwandeln, da die Temperatur des ersten Frühjahrs, in welches heute ihre Verpuppung fällt, dazu nicht hinreichend hoch ist. Dagegen

(1) Ph. C. Zeller Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien gesammelten Schmetterlingsarten. Isis 1847, II-XII.

konnte sich die eingeschobene zweite Generation, deren Puppenperiode mitten in den Hochsommer fällt, sehr wohl zu einer abweichenden Sommerform gestalten.

Diese Erklärung fällt genau genommen mit der vorigen zusammen, mit der sie den Ausgangspunkt gemein hat, die Voraussetzung nämlich, dass hier wie bei *Vanessa Levana* und den Pieriden die Winterform die primäre ist, dass also der Dimorphismus von der gegebenen Winterform ausgeht und nicht die Entstehung dieser es ist, was erklärt werden soll, sondern die der Sommerform. Ob nun die Winterform sich durch Einwirkung der Winter- oder der Frühjahrs-Temperatur gebildet hat, ist für die Beurtheilung des einzelnen Falles insofern gleichgültig, als wir doch ausser Stande sind, anzugeben, wie stark die Temperatur-Erhöhung sein müsse, um eine bestimmte Art zum Abändern zu zwingen.

Theoretisch ist nun auch der andere Fall denkbar, dass bei irgend welchen Arten die Sommerform die primäre war, und dass durch Wanderung nach Norden die Art in ein Klima gerieth, welches ihr zwar noch gestattete, zwei Generationen hervorzubringen, das Puppenstadium der einen Generation aber der Winterkälte aussetzte und so zur Bildung einer sekundären Winterform den Anlass gab. In diesem Falle würde allerdings das Überwintern als Puppe unerlässlich zur Entstehung eines Saison-Dimorphismus sein.

Ob dieser Fall in Wirklichkeit vorkommt, ist mir in hohem Grade zweifelhaft, so viel kann jedenfalls mit Bestimmtheit behauptet werden, dass der erstere Fall bei Weitem der häufigere ist. Durch die schönen Untersuchungen von Ernst Hoffmann [1] ist mit grosser Evidenz nachgewiesen worden, dass bei weitem die Mehrzahl aller europäischen Tagfalter nicht von Süden her, sondern aus Sibirien einwanderte. Von 281 Arten sind nach Hoffmann 173 aus Sibirien, nur 39 aus dem südlichen Asien und nur acht aus Afrika einge-

[1] Isoporien der europäischen Tagfalter, Stuttgart 1873.

wandert, nachdem während der kältesten Periode der Eiszeit gar keine (?) oder doch nur sehr wenige Arten nördlich von den Alpen übrig geblieben waren. Somit waren die meisten Schmetterlinge, welche heute Europa bewohnen, seit ihrer Einwanderung einer allmälig zunehmenden Wärme ausgesetzt. Wenn sich bei ihnen Saison-Dimorphismus entwickelte, so muss stets die Sommerform die sekundäre gewesen sein, wie dies die Rückschlagversuche bei *Pieris Napi* und *Vanessa Levana* auch bewiesen haben.

Alle mir als saisondimorph bekannten Schmetterlinge finden sich bei Hoffmann unter der Rubrik der sibirischen Einwanderer, mit Ausnahme von zwei Arten, der *Anthocharis Belemia*, welche unter den aus Afrika eingewanderten aufgeführt wird, und der *Pieris Krueperi*, welche über Kleinasien eingewandert sein mag, wie sie denn auch heute noch nicht weiter nach Westen vorgedrungen ist, als Griechenland. Aus einer Wanderung in der Richtung von Ost nach West kann ein bedeutender Klimawechsel kaum abgeleitet werden, und der Ursprung des Saison-Dimorphismus bei *Pieris Krueperi* kann daher nur auf derselben Ursache beruhen, wie der der sibirischen Einwanderer, nämlich auf der allgemeinen Wärmezunahme der nördlichen Halbkugel seit der Eiszeit. Auch bei dieser Art muss die Winterform die primäre Form sein. Bei *Anthocharis Belemia* dagegen kann die Wanderung von Afrika aus nach Norden wohl eine Versetzung in kühleres Klima bedeutet und eine secundäre Winterform veranlasst haben, wenn sich auch darüber nichts Sicheres aussagen lässt, weil wir die Zeit der Einwanderung in Südeuropa nicht näher kennen und sich eine Wanderung auch ohne Klimawechsel denken lässt, wenn sie nämlich Schritt hielt mit der seit der Eiszeit allmälig zunehmenden Wärme der nördlichen Halbkugel.

Entscheidend würde hier nur der Versuch sein. Wenn die Sommergeneration, *var. Glauce* die primäre Form war, so wird es nicht möglich sein, durch Einwirkung von Kälte auf die Puppen derselben die Winterform *Belemia* hervorzurufen, während es dagegen gelingen muss, die Puppen der Win-

tergeneration durch Wärme zum Rückschlag in die Glauce-Form zu veranlassen, wenigstens theilweise und mehr oder weniger vollständig. Übrigens soll keineswegs behauptet werden, dass es sich so verhalten müsse. Ich bin im Gegentheil der Ansicht, dass auch hier die Winterform die primäre ist. Die Wanderung nach Norden (von Afrika nach Südspanien) war eine allzu geringfügige, und die Winterform findet sich heute ebensowohl in Afrika als in Spanien.

V. Beziehungen zum Generationswechsel.

Schon von *Wallace* ist der Saison-Dimorphismus als Generationswechsel bezeichnet worden, und wenn damit nichts weiter gesagt sein soll, als dass ein regelmässiger Wechsel verschieden gestalteter Generationen stattfindet, so kann man ihm diesen Namen nicht bestreiten. Damit ist indessen auch nicht viel gewonnen, solange nicht nachgewiesen wird, dass beiden Erscheinungen die gleichen Ursachen zu Grunde liegen, dass sie somit in Wahrheit analoge Vorgänge sind. Die Ursachen des Generationswechsels aufzufinden ist aber bis jetzt noch kaum versucht worden und dies aus guten Gründen: es fehlte dazu an jedem Material. Häckel hat wohl als der Einzige in neuester Zeit diese complicirten Erscheinungen in ihrer Gesammtheit einer eingehenden Untersuchung unterworfen; und gelangte dabei zu der Überzeugung, dass man die verschiedenen Formen der Metagenese in zwei entgegengesetzte Reihen vereinigen könne. Er unterscheidet eine progressive und eine regressive Reihe und versteht unter ersterer diejenigen Fälle, « welche gewissermassen sich noch auf dem Übergangsstadium von der Monogonie zur Amphigonie (ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung) befinden, deren frühere Stammeltern also niemals ausschliesslich auf geschlechtlichem Wege sich fortpflanzten » (Trematoden, Hydromedusen). Bei der entgegengesetzten Form der Metagenese, der regressiven nimmt Häckel einen « Rückschlag der Amphigonie in die

Monogonie » an, und zwar bei allen solchen Arten, welche heute einen regelmässigen Wechsel von Amphigonie und Parthenogonie aufweisen (Aphiden, Rotatorien, Daphniden, Phyllopoden u. s. w.)

Ich kann Häckel im Wesentlichen nur vollkommen beistimmen. Aus der blossen Betrachtung der Erscheinungen des Generationswechsels, wie sie uns heute vorliegen, scheint auch mir mit grosser Sicherheit geschlossen werden zu können, dass diese vielgestaltigen Fortpflanzungsweisen auf mindestens zwei verschiednen Hauptwegen entstanden sein müssen, die man wohl auch so formuliren kann, wie es von Häckel geschehen ist.

Ich möchte indessen eine etwas andere Auffassungsweise vorziehen, die Fortpflanzungsweise, ob geschlechtlich oder ungeschlechtlich, nicht als entscheidendes, sondern nur als secundäres Moment betrachten, und den Versuch wagen, die Erscheinungen des Generationswechsels (im weiteren Sinne) ihrem Ausgangspunkte nach in zwei grosse Gruppen zu sondern, von denen die eine als genuine Metagenese, die andere als Heterogonie bezeichnet werden könnte [1]. Der Ausgangspunkt für die Metagenese ist eine phyletisch ungleichwerthige Formenreihe, für die Heterogonie aber ist er eine Reihe phyletisch gleichwerthiger Formen, soweit wir heute urtheilen können, stets eine Reihe gleichgestaltiger Geschlechtsgenerationen. Erstere würde so ziemlich mit der progressiven, Letztere mit der regressiven Metagenese Häckel's zusammenfallen. Die Metagenese kann selbst wieder auf verschiedenen Wegen entstanden sein. Einmal aus der Metamorphose. So z. B. bei der Fortpflanzung der berühmten Cecidomyien mit ammenden Lar-

[1] Anm. Es ist gewiss vorzuziehen, die Bezeichnung « Metagenese » in diesem specielleren Sinne anzuwenden statt eine neue dafür einzuführen. Als allgemeine, die Metagenese und Heterogonie umfassende Bezeichnung bliebe dann das « Wort » Generationswechsel, wenn man nicht vorzieht, « cyclische Fortpflanzung » zu sagen. Letzteres würde sich dann gut der « metamorphischen » gegenüber stellen lassen.

ven. Offenbar ist die Fähigkeit dieser Larven, sich ungeschlechtlich zu vermehren erst sekundär erworben worden, wie schon daraus hervorgeht, dass es zahlreiche Arten derselben Mückengattung giebt, deren Larven sämmtlich nicht ammen, dann aber auch daraus, dass diese Larven selbst unzweifelhaft sekundäre Formen sind, entstanden durch Anpassung dieses phyletischen Entwicklungstadiums an eine von den späteren Stadien sehr abweichende Lebensweise. In der Gestalt, welche sie heute besitzen, können diese Larven niemals die Rolle des Endstadiums der Ontogenese gespielt, können also auch nicht etwa früher die Fähigkeit geschlechtlicher Fortpflanzung besessen haben. Der Schluss scheint unabweislich, dass die Metagenese hier von der Metamorphose ausgegangen ist, d. h. dass ein Stadium der Ontogenese durch Erlangung ungeschlechtlicher Fortpflanzung die ursprünglich vorhandene Metamorphose in Metagenese verwandelt hat.

Für solche Fälle hat Lubbock ([1]) vollständig Recht, wenn er den Generationswechsel kürzlich aus der Metamorphose abzuleiten suchte. Allein abgesehen von der Heterogonie lässt sich eine grosse Reihe von Fällen ächter Metagenese von diesem Gesichtspunkt aus nicht verstehn.

Mit Häckel wird man annehmen müssen, dass der Generationswechsel der Hydromedusen und Trematoden nicht wie bei jener *Cecidomyia* darauf beruht, dass Larvenstadien die Fähigkeit erlangten zu ammen, sondern dass die niedern Entwicklungsstadien dieser Arten diese Fähigkeit von jeher besessen und nur beibehalten haben. Die heute lebenden ammenden Larven der Trematoden können möglicherweise früher einmal zugleich auch geschlechtlich sich vermehrt haben, heute aber hat sich diese Vermehrungsweise auf ein phyletisch späteres Stadium übertragen. Hier wäre demnach die Metagenese nicht eigentlich aus der Metamorphose hervorgegangen, sondern hätte sich im Lauf der phyletischen Entwicklung dadurch gebildet, dass

([1]) A. a. O. Capitel IV.

die phyletisch jüngeren Stadien zwar die Fähigkeit sexueller Fortpflanzung abgegeben, die der ungeschlechtlichen Vermehrung aber beibehalten hätten. Ein dritter Weg, auf welchem Metagenese entstehen kann wäre dann der durch Polymorphose. Sobald dieselbe mit Stockbildung d. h. mit ungeschlechtlicher Vermehrung verbunden ist, also vor Allem bei den Hydrozoen muss sich aus ihr Metagenese entwickeln können. Nicht die successiven Umwandlungsstadien ein und desselben physiologischen Individuums sind hier der Ausgangspunkt des Generationswechsels, sondern die verschiedenen gleichzeitig nebeneinander lebenden Formen, in welche sich die Art durch functionelle Differenzirung der verschiedenen, an einem Stocke beisammen lebenden Individuen gespalten hat. Es bilden sich hier Individuen, welche allein die geschlechtliche Fortpflanzung übernehmen, und die Metagenese kommt dadurch zu Stande, dass diese sich von dem Stock loslösen, an welchem sie entstanden sind, während die übrigen Individuen verbunden bleiben und die ungeschlechtliche Vermehrung beibehalten. Eine scharfe Grenze zwischen diesem und dem vorher betrachteten Fall lässt sich übrigens nicht ziehen (1). Der Unterschied liegt nur in der Vereinigung des ganzen Zeugungskreises zu einem Stock. Gemeinsam ist beiden, dass die verschiedenen phyletischen Stadien niemals an ein und demselben Individuum (Metamorphose) sich abspielen, sondern dass mit der phyletischen Weiterentwicklung gleichzeitig auch die Metagenese entstand d. h. die Vertheilung dieser Stadien auf eine Succession von Individuen. Man könnte desshalb diese als die primäre Metagenese unterscheiden von der aus der Metamorphose hervorgegangenen secundären Metagenese.

(1) Anm. Der Gedanke, den Generationswechsel aus der Polymorphose herzuleiten (nicht, wie gewöhnlich geschah, umgekehrt die Polymorphose aus dem Generationswechsel) ist nicht neu, wie ich erst während Durchsicht der letzten Correctur bemerke. Semper hat denselben bereits am Schlusse seiner interessanten Abhandlung « Über Generationswechsel bei Steinkorallen » u. s. w. ausgesprochen. Siehe: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872.

Es ist nicht meine Absicht, hier bis auf die letzten Ursachen der Metagenese zurückzugehen. Ohnehin würde man sich vorläufig auf diesem Gebiete nur in vagen Hypothesen bewegen können. Die Erscheinung des Saison-Dimorphismus, mit der es diese Arbeit in erster Linie zu thun hat, steht offenbar der Metagenese sehr fern. Hauptsächlich um dies klar zu legen wurden vorstehende Betrachtungen angestellt. Das Gemeinsame in der Entstehung der Metagenese liegt nach meiner, oben schon angedeuteten Ansicht darin, dass hier stets mehrere und zwar in aufsteigender Linie sich folgende (progressive Metagenese Häckel's) phyletische Entwicklungsstadien sich in die Fähigkeit ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung theilen, und Unterschiede finde ich bei ihr nur insofern, als erstere neu erworben (Larven der *Cecidomyia*) oder von Alters her beibehalten (Hydroiden) sein kann. Es scheint, dass dabei ohne Ausnahme die geschlechtliche Fortpflanzung den früheren Stadien verloren geht und sich auf das jüngste Stadium allein beschränkt.

Aus den Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus geht hervor, dass hier die Entstehung eines Cyclus von Generationen auf gänzlich verschiedenem Wege entsteht. Hier werden ursprünglich gleichgestaltete Reihen von Generationen durch äussere Einflüsse ungleichartig gemacht. Dies scheint mir deshalb von grosser Wichtigkeit, weil der Saison-Dimorphismus ohne Zweifel jener Fortpflanzungsweise ganz nahe steht, welche man bisher ausschliesslich als Heterogonie bezeichnete, und weil somit die Erkenntniss seiner Entstehungsgeschichte zugleich Licht verbreiten muss über die Entstehung und das Wesen der Heterogonie im Allgemeinen.

Beim Saison-Dimorphismus ist es — wie zu zeigen versucht wurde — der directe Einfluss des Klima's, und zwar wesentlich der Temperatur, welcher die Abänderung und Umwandlung eines Theils der Generationen bewirkt; indem die Generationen abwechselnd dem Einfluss der Som-

mer- und der Wintertemperatur ausgesetzt werden, entwickelt sich ein periodischer Dimorphismus, ein regelmässiger Cyclus verschieden gestalteter Generationen. Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass *die aufeinanderfolgenden Generationen einer Art sich in Bezug auf Vererbung ganz ebenso verhalten wie die Stadien der Ontogenese* und zugleich auf den Parallelismus zwischen Metamorphose und Heterogonie hingewiesen. Wenn auf ein bestimmtes Entwicklungs-Stadium Einflüsse wirken, welche im Stande sind, direkt oder indirekt Abänderungen zu erzeugen, so *vererben sich diese Abänderungen immer nur auf dieses eine Stadium.* Darauf beruht die Metamorphose. Ganz ebenso vererben sich Abänderungen, welche periodisch auf bestimmte Generationen z. B. die Generationen 1, 3, 5, etc. wirkten, auch nur auf diese, nicht aber auf die dazwischen liegenden. Darauf beruht die Heterogonie. Erst die Thatsache der cyclischen Vererbung lässt uns die Entstehung der Heterogonie begreifen, die Thatsache, *dass sofort ein Cyclus von Generationen sich bildet, sobald dieselben unter regelmässig alternirenden Einflüssen stehen* und dass in diesem Cyclus neuerworbene Abänderungen, und seien sie anfänglich noch so minimaler Natur, doch nur in die Ferne vererbt werden, nicht auf die folgende Generation, sondern stets nur auf die correspondirende, d. h. auf die unter den gleichen verändernden Einflüssen stehende. Nichts ist mehr im Stande die ausserordentlich hohe Bedeutung klar zu legen, welche die Lebensbedingungen auf die Gestaltung und Weiterentwicklung der Arten haben müssen, als diese Thatsache; Nichts kann aber zugleich besser veranschaulichen, wie ihre Macht nicht in plötzlichen, heftigen Eingriffen sich äussert, sondern vielmehr in sehr schwachen und langsamen Einwirkungen. Sehr lang fortgesetzte Häufung unmerklich kleiner Abweichungen, das erweist sich auch hier als das mächtige Zaubermittel, durch welches die Formen der lebendigen Welt umgemodelt werden. Niemand vermag, auch nicht durch Anwendung der stärksten Wärme,

die Winterform einer *Vanessa Levana* in die Sommerform umzuwandeln; aber die regelmässig auf jede zweite und dritte Generation des Iahres einwirkende Sommerwärme hat im Laufe bedeutender Zeiträume diese beiden Generationen in eine neue Form geprägt und zwar ohne dass die erste Generation dadurch mitverändert worden wäre; sie hat an ein und demselben Orte zwei verschiedene klimatische Varietäten erzeugt, wie sie in der Mehrzahl der Fälle nur an getrennten Orten vorkommen, und zwar so, dass beide miteinander abwechseln, miteinander einen Cyclus von Generationen bilden, von welchem jedes Glied sich geschlechtlich fortpflanzt.

Wenn nun aber auch der Saison-Dimorphismus der Heterogonie zugerechnet werden muss, so soll doch keineswegs behauptet werden, dass die bisher allein als Heterogonie bezeichneten Fälle cyclischer Fortpflanzung mit dem Saison-Dimorphismus ganz identisch wären. Sie sind dies nur in ihrem Ausgangspunkt und ihrer Entwicklungsweise, nicht aber in dem Wirkungsmodus ihrer Abänderungsursachen.

Gemeinsam ist beiden Erscheinungen der Ausgangspunkt: gleichgestaltete (monomorphe) Geschlechtsgenerationen, sowie der Entwicklungsgang, insofern durch alternirende Einflüsse ein Generationscyclus mit allmälig divergirenden Charakteren entsteht.

Dagegen lässt die Qualität der Abänderungen, durch welche sich die sekundären Generationen von den primären unterscheiden, auf einen andern Wirkungsmodus der sie hervorrufenden Ursachen schliessen. Die Unterschiede zwischen den beiderlei Generationen sind beim Saison-Dimorphismus weit geringer, als bei den andern Fällen von Heterogonie; sie sind einmal quantitativ geringer und dann auch der Qualität nach verschieden, insofern sie solche Charaktere betreffen, welche wir als biologisch indifferente ansehen müssen ([1]). Meistens beschränken

([1]) Anm. Siehe: meine Schrift « Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung » Leipzig 1872.

sich die Verschiedenheiten auf die Zeichnung und Färbung der Flügel und des Körpers, zuweilen zeigen sich auch kleine Verschiedenheiten im Flügelschnitt, und in wenigen Fällen auch solche in der Körpergrösse (*Lycaena Amyntas*); dagegen scheint der ganze übrige Körperbau — soweit wenigstens meine Untersuchungen reichen — bei beiderlei Generationen gleich zu sein.

Ganz anders bei den übrigen Fällen von Heterogonie, wo der ganze Bau des Körpers mehr oder weniger verändert erscheint, die Körpergrösse oft sehr verschieden ist und beinahe alle innern Organe der beiderlei Generationen von einander abweichen. Schon Claus ([1]) wurde zu dem Ausspruch geführt: « für die Entstehungsweise der Heterogonie würden wir kaum eine andre Erklärung finden als die allmälige und langsam erfolgte, vortheilhafte Anpassung der Organisation an bedeutend abweichende Lebensbedingungen » und er hat gewiss damit das Richtige getroffen. In allen diesen Fällen betrifft die Abänderung nicht indifferente Charaktere, wie meistens bei den Schmetterlingen, sondern biologisch oder physiologisch wichtige Theile und wir werden dadurch genöthigt, dieselben nicht durch direkte Wirkung veränderter Lebensbedingungen entstanden zu denken, sondern durch indirekte, durch Naturzüchtung, durch Anpassung.

Der Unterschied zwischen Saison-Dimorphismus und den übrigen bekannten Fällen von Heterogonie besteht also darin, dass bei Ersterem die secundäre Form, unter welcher die Art auftritt, allein durch direkte Wirkung äusserer Einflüsse entsteht, bei Letzteren aber zugleich und zwar wahrscheinlich in überwiegendem Maasse durch indirekte Wirkung solcher Einflüsse. Beweisen lässt sich dieser Satz vorläufig nur in seiner ersten Hälfte; allein es ist im höchsten Maasse wahrscheinlich, dass auch die zweite richtig ist. Natürlich lässt sich nicht sagen, inwieweit auch bei der genuinen He-

([1]) Grundzüge der Zoologie 2. Auflage, Leipzig 1872. Einleitung.

terogonie **direkte** Wirkung äusserer Einflüsse mit im Spiele ist — liegen doch über ihre Entstehung noch keinerlei Versuche vor; dass aber eine etwa mitwirkende direkte Einwirkung nur eine sekundäre Rolle spielt, die Hauptursache der Abänderung aber in Anpassung liegen müsse, dass kann wohl Niemand zweifelhaft sein, der z. B. die von Leuckart entdeckte Fortpflanzung der *Ascaris nigrovenosa* in 's Auge fasst, bei welchem Wurm die eine Generation frei im Wasser lebt, die andere dagegen in der Lunge des Frosches, wo ferner die beiderlei Generationen sich in Körpergrösse und im Bau der innern Organe so sehr von einander unterscheiden, als es bei den uniformen Nematoden nur immer möglich ist.

Zum Überfluss und um möglichen Missverständnissen vorzubeugen, sei schliesslich noch bemerkt, dass die Qualität der Abänderungen, durch welche sich beiderlei Generationen unterscheiden beim Saison-Dimorphismus und der Heterogonie nicht etwa in dem Sinne verschieden sind, dass ihnen ein verschiedenes Gewicht als « Artcharaktere » beigelegt werden könnte. Besonders qualificirte Artcharaktere giebt es bekanntlich überhaupt nicht, und es wäre sehr falsch, wollte man den Unterschieden des Saison-Dimorphismus desshalb geringeres Gewicht beilegen, weil sie meist nur in Färbung und Zeichnung der Flügel bestehen. Es handelt sich hier nicht um die Frage, ob zwei Thierformen den Werth von Species oder von blossen Varietäten haben, eine Frage die nie entschieden werden wird, weil ihre Beantwortung stets von der individuellen Ansicht über das Gewicht der betreffenden Unterscheidungsmerkmale abhängt, und weil überhaupt beide Begriffe rein conventionelle sind; es handelt sich hier vielmehr lediglich darum, ob die unterscheidenden Charaktere die gleiche Constanz besitzen d. h. ob sie mit derselben Zähigkeit vererbt, mit derselben Genauigkeit auf alle Individuen in nahezu derselben Weise übertragen werden, ob sie also in einer Weise auftreten, dass sie möglicher Weise auch als Species-Charaktere benutzt werden könnten. Und in dieser Beziehung kann es keinen Augenblick zweifelhaft sein,

dass die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge genau denselben Rang einnimmt wie irgend ein anderes constantes Merkmal irgend einer andern Thiergruppe, wie die Gaumenfalten bei den Mäusen, der Zahnbau bei Säugethieren überhaupt, die Zahl und Form der Schwung- und Steuerfedern bei den Vögeln u. s. w. Man erinnere sich nur, mit welch wunderbarer Beharrlichkeit oft die minutiösesten Einzelheiten der Zeichnung bei Schmetterlingen vererbt werden. Unterscheidet der Systematiker doch nicht selten zwei nahe stehende Arten z. B. der Familie der Bläulinge (Lycaenidae) hauptsächlich nur durch die Stellung einiger unbedeutender schwarzer Pünktchen auf der Rückseite der Flügel! (*Lycaena Alexis* und *Agestis*). Und diese Diagnose erweist sich als zureichend, denn *Lyc. Alexis*, bei dem die Punkte in einer graden Linie stehen, hat andere Raupen als *Lyc. Agestis* bei welchem der mittlere Punkt zur Seite gerückt ist!

Ich halte es aus diesen Gründen auch nicht für gerechtfertigt und noch weniger für nützlich, den Di- und Polymorphismus der Schmetterlinge, weil er sich vorwiegend nur in Färbungsunterschieden bewegt, als Di- und Polychroismus zu bezeichnen und ihm desshalb eine geringere Bedeutung beizumessen (1). Es wäre dies nur dann gerechtfertigt, wenn den Färbungsunterschieden andere Ursachen zu Grunde lägen, als den Formverschiedenheiten im engeren Sinne. Es wurde aber gezeigt, dass durch dieselbe direkte Einwirkung des Klima's, durch welche neue Färbungen entstehen, bei einzelnen Arten auch Verschiedenheiten in der Form (Flügelschnitt, Grösse etc.) hervorgerufen werden, und umgekehrt ist es längst bekannt, wie viele schützende Färbungen nur durch indirekte Wirkung äusserer Einflusse sich erklären lassen.

Wenn ich einen Unterschied hervorhob in der Qualität der Abänderungen beim Saison-Dimorphismus und den übrigen

(1) Siehe in dieser Beziehung die Discussion in der belg. entomolog. Gesellschaft zu Brüssel. 1873.

bekannten Fällen von Heterogonie so betrifft dieser nur die biologische oder physiologische Bedeutung der Abänderung für den abgeänderten Organismus selbst. Beim Saison-Dimorphismus verändern sich vorwiegend nur indifferente Charaktere, Charaktere welche für die Lebensfähigkeit der Art ohne jede Bedeutung sind, bei der genuinen Heterogonie aber, werden wir zur Annahme gezwungen, dass nützliche Abänderungen, oder Anpassungen eingetreten sind.

Mag man nun die Heterogonie nach meinem Vorschlag abgrenzen oder nach der bisher gültigen Weise, indem man sie entweder mehr morphologisch definirt als die cyclische Aufeinanderfolge verschieden gestalteter Geschlechtsgenerationen, oder sie mit Claus als « die Aufeinanderfolge verschiedener unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender » Geschlechtsgenerationen auffasst, immer wird der Saison-Dimorphismus mit unter diesen Begriff fallen. Abweichende Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinn werden auch durch Einwirkung verschiedenen Klima's gesetzt, und es ist erst in neuester Zeit ein Fall bekannt geworden, bei welchem es sehr wahrscheinlich auch die klimatischen Verschiedenheiten der Jahreszeiten sind welche durch Beeinflussung der Ernährungsvorgänge einen Generationscyclus erzeugt haben, ganz analog dem, wie wir ihn beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge beobachten, aber mit dem Unterschiede, dass die Verschiedenheit zwischen Winter- und Sommergeneration nicht, oder fast gar nicht in der Form des ausgewachsenen fortpflanzungsfähigen Thieres liegt, sondern beinah ausschliesslich in seiner Ontogenese, in dem Modus seiner Entwicklung. Eine Vergleichung dieses Falles mit den analogen Erscheinungen bei Schmetterlingen wird nicht ohne Interesse sein. Bei der merkwürdigen Süsswasser-Daphnide *Leptodora hyalina* Lilljeborg war durch P. E. Müller (1) schon seit einigen Jahren

(1) P. E. Müller, Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie. 1868.

die Ontogenese studirt und nachgewiesen worden, dass dieselbe eine direkte ist, indem der Embryo, ehe er das Ei verlässt, bereits die Gestalt, die Gliedmassen und innern Organe des ausgebildeten Thieres besitzt. So wenigstens bei den Sommereiern. Nun wurde neuerdings von Sars [1] nachgewiesen, dass dieser Entwicklungsgang nur für die Sommerbrut gilt, dass dagegen die Winter-eier im Frühjahr einen Embryo entlassen, welchen nur die drei ersten Gliedmassenpaare besitzt, welcher statt der zusammengesetzten Augen nur ein einfaches unpaares Stirnauge besitzt, kurz der den Bau des *Nauplius* aufweist und erst allmälig den Bau der *Leptodora* erlangt. Die aus ihm hervorgehende reife Form unterscheidet sich durch Nichts von den späteren Generationen, als durch das Vorhandensein des unpaaren Larvenauges, welcher als kleiner schwarzer Fleck dem Gehirn des Thieres aufsitzt. Die Generationen im entwickelten Zustand unterscheiden, sich wie es scheint, nur durch dieses minutiöse Zeichen, aber die Sommergenerationen entwickeln sich direkt, die Wintergeneration dagegen durch eine Metamorphose, welche mit dem einfachsten Crustaceentypus beginnt und so ziemlich die phyletische Entwicklung der Art repräsentiren mag. Wir sehen also hier gewissermassen unter unsern Augen die Zusammenziehung einer metamorphischen Entwicklung in eine directe vor sich gehen. Es lässt sich nun allerdings nicht beweisen, was die Ursache dieser Erscheinung ist, aber es liegt nahe, oder ist im Hinblick auf die Entstehung des Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge sogar fast unvermeidlich, in den klimatisch alternirenden Einflüssen des Sommers und Winters die Ursache zu vermuthen. Dass diese direkt eine Abkürzung der Entwicklung im Sommer hervorgebracht haben, ist wohl das wahrscheinlichste und so hätten wir hier eine Heterogonie die dem Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge in doppelter Beziehung nahe verwandt ist,

[1] Sars in « Förhandlinger i Videnskabs Selskabet i Christiania » 1873, Heft 1.

einmal, insofern auch hier der Generations-Cyclus durch direkte Einwirkung äusserer Lebensbedingungen entstanden wäre, und zweitens insofern die Winterform auch hier die primäre, die Sommerform die secundäre ist.

Man hat bekanntlich bisher unter dem von Rudolph Leuckart zuerst in die Wissenschaft eingeführten Begriff der Heterogonie nur den Wechel verschieden gestalteter Geschlechtsgenerationen verstanden. Unter diesem Gesichtspunkt würde die Fortpflanzung der *Leptodora* so wenig zur Heterogonie gezählt werden können, als die von *Aphis* oder *Daphnia*, obgleich die scheinbar ungeschlechtliche Vermehrung der Winter- und eines Theils der Sommergenerationen unzweifelhaft keine Ammenzeugung, sondern Parthenogenese ist ([1]). Wie schon gesagt möchte ich indessen dem Criterium der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweise keine fundamentale Bedeutung zuschreiben, und zwar vor Allem deshalb, weil wir die physiologische Bedeutung beider Fortpflanzungsweisen nicht kennen, weil ferner dieses Eintheilungs princip ein ganz äusserliches ist, werthvoll nur so lange, als man noch kein besseres an die Stelle setzen konnte. Eine Scheidung der cyclischen Fortpflanzungsarten nach ihrer Genese scheint mir, — wenn überhaupt ausführbar — nicht nur werthvoller sondern gradezu allein richtig, und die Kenntniss der Entstehung des Saison-Dimorphismus scheint mir jetzt dazu die Möglichkeit zu bieten.

Wenn man wie oben angedeutet wurde, als Metagenese im engeren Sinne alle jene Fälle bezeichnet, bei welchen wir annehmen müssen, dass eine Reihe verschieden alter phyletischer Stadien den Ausgangspunkt gebildet haben, als Heterogonie aber jene Fälle bei welchen gleiche phyletische Stadien durch periodisch wirkende äussere Einflüsse zur Bildung eines Generationscyclus veranlasst wur-

([1]) Siehe meine Abhandlung « Über Bau und Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina* ». Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, Heft. 3. 1874.

den, so ist es klar, dass das Gebiet der Heterogonie dadurch bedeutend ausgedehnt und zugleich scharf und bestimmt umschrieben wird.

Es gehören dann zur Heterogonie nicht nur die bisher dazu gerechnete Fortpflanzung der *Ascaris nigrovenosa*, *Leptodera appendiculata*, sowie die der Rindenläuse, sondern auch die Fortpflanzung der Aphiden, Cocciden, der Daphniden, Rotatorien, Phyllopoden, kurz alle jene Fälle bei welchen wir aus der Form, dem anatomischen Bau und der Fortpflanzungsweise der beiderlei Generationen auf ihre früher vorhandene Identität schliessen können und dieser Schluss wird wesentlich gestützt werden, durch den Vergleich mit den nächstverwandten Arten. Wenn wir z. B. die Gattung *Aphis* und Verwandte, von allen Seiten umgeben sehen von Insekten, welche sich in allen Generationen geschlechtlich fortpflanzen, so werden wir bei der grossen Ähnlichkeit im ganzen äusseren und inneren Bau der beiderlei Aphis-Generationen schon allein dadurch zu der Vermuthung gedrängt, dass die scheinbar ungeschlechtliche Fortpflanzung der Aphiden in Wahrheit Parthenogenese sei, d. h. sich aus geschlechtlicher Fortpflanzung entwickelt habe. Auch kann darüber heute kaum mehr gestritten werden, da wir wissen, dass hier sowohl als bei *Leptodora* und andern Daphniden ein und dasselbe Weibchen abwechselnd parthenogenetisch sich entwickelnde und befruchtungsbedürftige Eier hervorbringt. Bei *Lachnus Querci* ist dasselbe schon vor Jahren durch von Heyden (1) festgestellt und neuerdings von Balbiani (2) bestätigt worden.

In allen diesen Fällen kann kein Zweifel sein, dass der Generationscyclus aus phyletisch gleichwerthigen Generationen sich entwickelt hat. Aber es sind allerdings auch solche denkbar, welche weniger einfach und klar vorliegen. Vor Allem wissen wir nicht ob nicht Parthenogenese schliesslich zu gänzlich ungeschlechtlicher Zeugung herabsinken hann. Käme dies

(1) Stettin. entom. Zeit. Bd. 18. S. 83. 1857.
(2) Compt. rend. T. 77. p. 1164. 1873.

vor, so würde auch die Möglichkeit vorliegen, dass aus der Heterogonie schliesslich eine Fortpflanzungsweise hervorginge, welche von ächter Metagenese ihrer Erscheinung nach nicht zu unterscheiden wäre. Dies nämlich dann, wenn die zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung herabsinkenden Generationen, z. B. der Blattläuse, zugleich durch Anpassung an abweichende Lebensverhältnisse ihren Bau bedeutend veränderten, etwa eine regressive Metamorphose eingingen. Wir würden dann in ihnen ein früheres phyletisches Stadium zu sehen meinen, während sie in Wahrheit ein späteres wären und das Bild der Metagenese würde sich auf dem Wege der Heterogonie gebildet haben!

Umgekehrt wäre es aber ebensowohl denkbar, dass das Bild der Heterogonie aus genuiner Metagenese heraus sich entwickeln könnte, falls nämlich Larven, welche dem geschlechtsreifen Thiere der Form nach ähnlich sind, die Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung erlangten. Auch diese Möglichkeit lässt sich nicht gradezu von der Hand weisen. Wären die ammenden Larven der Cecidomyien den Geschlechtsthieren etwa so ähnlich, wie die Iugendformen der Orthopteren dem geschlechtsreifen Thier, so würden wir nicht wissen können, ob sie herabgekommene Geschlechtsthiere seien, oder ächte Larven welche sich zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung emporgeschwungen hätten. Ihre Fortpflanzung würde als Parthenogenese aufgefasst werden, und Niemand wäre im Stande, die Auffassung zu widerlegen, dass hier Heterogonie vorläge, es sei denn, er könne den Entwicklungsmodus ihrer Fortpflanzungsart darlegen, d. h. er könne nachweisen, dass die heute parthenogenisirenden Generationen früher blosse zeugungsunfähige Larvenstadien waren.

Ich habe diese letzten Betrachtungen nur angestellt, um zu zeigen auf wie schwankendem Boden wir hier noch stehen, sobald es sich um die Deutung des einzelnen Falles handelt, und wie Vieles noch zu thun übrig ist. So gewiss es scheint, dass beide Formen der cyclischen Fortpflanzung,

Heterogonie und Metagenese auf ganz getrennten Wegen entstehen, so muss doch die Möglichkeit zugegeben werden, dass unter Umständen dass Bild der jetzt vorliegenden Verhältnisse über die wahre Genese täuschen kann. Im einzelnen Fall den Weg anzugeben, auf welchem die cyclische Fortpflanzungsweise entstanden ist, wird nur durch umsichtige Prüfung und vollständige Kenntniss des jeweiligen Thatbestandes zusammen mit dem Versuch möglich werden.

VI. Allgemeine Schlüsse.

Es soll hier nicht eine Widerholung und kurze Zusammenfassung der Resultate gegeben werden, welche in Bezug auf den Saison-Dimorphismus erlangt wurden, sondern vielmehr möchte ich hier die allgemeinen Resultate hervorheben, welche aus jenen hervorgehen und zugleich solche Fragen aufwerfen, welche bisher noch gar nicht, oder nur kurz und beiläufig Besprechung fanden.

Zuerst muss constatirt werden, dass Unterschiede im Werthe von Art-Unterschieden lediglich durch direkte Wirkung äusserer Lebensbedingungen entstehen können.

Nach dem, was oben über den Unterschied zwischen den beiderlei Formen einer einzigen saisondimorphen Art gesagt wurde, kann über die Richtigkeit dieses Satzes kein Zweifel sein. Den besten Beweis liefern die älteren Systematiker, welchen die genetische Zusammengehörigkeit von beiderlei Formen noch unbekannt war und welche in unbefangener Taxirung ihrer Unterschiede in vielen Fällen beide mit besondern Species-Namen belegten. So *Vanessa Levana* und *Prorsa*, *Antocharis Belia* und *Ausonia*, *Antocharis Belemia* und *Glauce*, *Lycaena Polysperchon* und *Amyntas*.

Es kann somit kaum bezweifelt werden, dass neue Arten sich auf diesem Wege bilden können, und ich glaube, dass dies, bei den Schmetterlingen wenigstens, in ausgiebigem

Masse der Fall war und ist. Hier wohl mehr, als anderswo und zwar aus dem Grunde, weil die so auffallenden Farben und Zeichnungen der Flügel und des Körpers in den meisten Fällen ohne biologische Bedeutung, also ohne Nutzen für die Erhaltung des Individuums und somit auch der Art sind. Dieselben können somit auch nicht Gegenstand der Naturzüchtung sein.

Darwin hat dies sehr wohl eingesehen, als er die Zeichnungen der Schmetterlinge nicht von gewöhnlicher Naturzüchtung, sondern von geschlechtlicher Züchtung herzuleiten versuchte. Nach dieser Annahme tritt jede neue Färbung oder Zeichnung zuerst bei dem einen Geschlecht zufällig auf und befestigt sich bei diesem dadurch, dass sie von dem andern Geschlecht der alten Färbung vorgezogen wird. Nachdem nun der neue Schmuck z. B. bei den Männchen constant geworden ist, lässt Darwin ihn durch Vererbung theilweise oder ganz, oder auch gar nicht auf die Weibchen übertragen werden, so dass also die Art mehr oder weniger sexuell dimorph bleibt, oder aber (durch vollständige Übertragung) wieder sexuell monomorph wird.

Die Zulässigkeit einer so verschieden, gewissermassen willkürlich sich äussernden Vererbung wurde oben schon anerkannt. Hier handelt es sich um die andere Frage, ob Darwin im Rechte ist, wenn er auf diese Weise die ganze Farbenpracht der Schmetterlinge von sexueller Züchtung herleitet. Mir scheint die Entstehung des Saison-Dimorphismus, gegen diese Annahme zu sprechen, so verführerisch und grossartig sie sich auch anlässt. Wenn so bedeutende Verschiedenheiten, wie sie zwischen den Sommer-und Winterformen mancher Schmetterlinge bestehen, lediglich durch den direkten Einfluss veränderten Klima's hervorgerufen werden können, so wäre es sehr gewagt, der sexuellen Züchtung gerade hier eine grosse Bedeutung beizumessen.

Das Princip der sexuellen Züchtung scheint mir unantastbar, auch will ich nicht in Abrede stellen, dass es auch bei den Schmetterlingen wirksam ist, aber ich glaube, dass wir des-

selben, als letzten Erklärungsgrundes der Farben, entbehren können, insofern wir sehen, dass bedeutende Farbenwechsel auch ohne jeden Einfluss sexueller Züchtung eintreten können.

Es fragt sich nun, wie weit der umwandelnde Einfluss des Klima's reicht? Wenn eine Art durch Klimawechsel abgeändert hat und zwar in solchem Betrag, dass ihre neue Form den systematischen Werth einer neuen Species besitzt, kann sie dann durch Versetzung in die alten klimatischen Verhältnisse wieder in die alte Form zurückkehren? oder wird sie dann zwar abändern, aber wiederum in neuer Weise?

Die Frage ist nicht ohne Bedeutung, insofern im ersteren Falle klimatische Einflüsse von geringem Werth für Artbildung sein müssten. Es würde sich dann meistens nur ein Schwanken zwischen zwei Extremen ergeben. Wie heute bei den saisondimorphen Arten Sommer-und Winterform in jedem Jahre miteinander abwechseln, so würde dann in den grossen Abschnitten der Erdgeschichte Wärmeform mit Kälteform abwechseln. Bei andern Thiergruppen wirken sicherlich auch noch andre klimatische Einflüsse verändernd ein, bei den Schmetterlingen aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, vor Allem die Temperatur. Diese aber kann nur zwischen ziemlich enge gesteckten Grenzen hin und her schwanken und lässt keine verschiedenartigeren Nüancirungen zu.

Es fragt sich also, ob auch die Schmetterlingsarten nur zwischen zwei Formen hin und her schwanken, oder ob vielmehr bei jedem neuen Klimawechsel (insofern er überhaupt stark genug ist, um Abänderung hervorzurufen) auch wieder eine neue Form entsteht.

So sehr auch die Rückschlagversuche an saisondimorphen Schmetterlingen das Gegentheil zu erweisen scheinen, so glaube ich doch, das Letztere annehmen zu müssen. Ich glaube, dass durch Klimawechsel niemals wieder die alten Formen entstehen, sondern immer wieder neue, dass somit allein eine periodisch sich wiederholende Veränderung des Klima's genügt, um im Laufe langer Zeiträume immer neue

Arten aus einander hervorgehen zu lassen. So wenigstens bei den Schmetterlingen.

Meine Ansicht stützt sich wesentlich auf eine theoretische Betrachtung. Es wurde oben schon betont, was aus den Versuchen unmittelbar hervorgeht, dass die Temperatur auf die physische Constitution des Individuums nicht so wirkt, wie Säure oder Alkali auf Lacmuspapier, d. h. dass nicht ein und dasselbe Individuum je nachdem es mit Kälte oder Wärme behandelt wird, diese oder jene Färbung und Zeichnung hervorbringt, sondern dass vielmehr das Klima, wenn es viele Generationen hintereinander in gleicher Weise beeinflusst hat, allmälig eine solche Veränderung in der physischen Constitution der Art hervorruft, dass diese sich auch durch andere Färbung und Zeichnung kundgibt.

Wenn nun aber diese neuerworbene, und wir wollen annehmen, durch lange Generations-Reihen hindurch befestigte physische Constitution der Art wiederum einem anhaltenden Klimawechsel unterworfen wird, so kann dieser Einfluss, auch wenn er genau derselbe ist, wie zur Zeit der ersten Artgestalt, doch unmöglich die erste Gestalt wiederum hervorrufen. Die Natur des äussern Einflusses ist zwar dann die gleiche, keineswegs aber die physische Constitution der Art! So gut aber — wie oben gezeigt wurde — ein Weissling ganz andere Abänderungen hervorbringt, als ein Bläuling oder eine Satyride unter dem abändernden Einfluss desselben Klima's, so gut — wenn vielleicht auch in geringerem Grade — muss die Abänderung, welche von der umgewandelten Art unseres Beispiels nach Eintritt des primären Klima's entsteht von jener primären Form der Art verschieden sein. Mit andern Worten: wenn auf der Erde auch nur zwei verschiedne Klimate in geologischen Perioden mit einander abwechselten, so müsste doch von einer jeden diesem Wechsel unterworfenen Schmetterlingsart eine unendliche Reihe verschiedener Artformen ausgehen.

In Wirklichkeit wird die Verschiedenheit der Klimate eine

weit grössere sein, und ein Wechsel derselben für eine bestimmte Art nicht nur durch periodische etwa anzunehmende Schwankungen der Ekliptik, sondern auch durch geologische Umgestaltungen, sowie durch Wanderungen der Arten selbst stattgefunden haben, so *dass also ein steter Wechsel von Arten rein nur aus dieser einen Ursache des Klimawechsels angedauert haben muss.* Wenn man bedenkt, dass viele sonst untergegangene Arten sich local erhalten haben werden und weiter jene Localformen dazuzählt, welche durch Amixie entstanden sind, so kann die ungeheure Zahl von Schmetterlingsarten nicht mehr in Erstaunen versetzen, welche wir heute auf der Erde antreffen.

Wenn aber Jemand geneigt wäre, aus meinen Rückschlag-Versuchen bei saison-dimorphen Schmetterlingen den Schluss zu ziehen, dass die secundäre Art in die primäre zurückschlagen müsse, sobald sie demselben Klima ausgesetzt werde, welches diese hervorgebracht hat, so vergisst derselbe, dass dieser Rückschlag zur Winterform eben nur ein Rückschlag ist, d. h. die durch eigenthümliche Vererbungsgesetze bedingte *plötzliche Rückkehr* zu einer primären Form, keineswegs aber eine allmälige Wiedererwerbung dieser primären Form unter dem *allmälig* wirkenden Einflusse des primären Klima's! Tritt doch der Rückschlag zur Winterform auch auf andre Einwirkungen ein z. B. auf hohe Wärme!

Derartige auf Vererbungsgesetzen beruhende Rückschläge werden gewiss auch bei solchen Transmutationen vorkommen, welche nicht alternirend mit der primären Form, wie beim Saison-Dimorphismus, sondern continuirlich eintreten. Sie werden aber vermuthlich hier rascher unterdrückt werden, als beim Saison-Dimorphismus, bei welchem durch das stete Alterniren der primären und secundären Form die Tendenz zur Hervorbringung der ersteren sich auch in der zweiten stets lebendig erhalten muss.

Dass der oben gezogene Schluss der richtige ist, dass eine secundäre Art, wenn sie wieder den äussern Bedingungen unterworfen wird, unter deren Einfluss die primäre entstan-

den war, nicht etwa wieder zu dieser zurückkehrt, das beweisen die Erfahrungen an Pflanzen. Die Botaniker (1) versichern uns, « dass Culturracen die verwildert und also unter die früheren Lebensbedingungen zurückgekehrt sind, nicht in die ursprüngliche wilde Form, sondern in irgend eine neue sich umwandeln ».

Ein zweiter Punkt, der mir vom Saison-Dimorphismus aus, Licht zu erhalten scheint ist die Entstehung von Variabilität.

Es wurde hervorgehoben dass die secundären Formen zum grossen Theil bedeutend variabler sind, als die primären. Rührt dies davon her, dass der gleiche äussere Einfluss die verschiednen Individuen einer Art zu verschiedenartigen Abänderungen veranlasst, oder ändern alle Individuen in der gleichen Richtung ab, und entsteht das Bild der Variabilität nur durch das ungleiche Tempo in welchem die einzelnen Individuen auf den äussern Reiz reagiren?

Ohne Zweifel ist das Letztere der Fall. Es geht dies schon aus den Unterschieden hervor, welche sich zwischen den verschiednen Individuen einer secundären Form zeigen. Sie sind immer nur Unterschiede des Grades nicht der Art (Qualität). So vielleicht am deutlichsten bei der so sehr variabeln *Vanessa Prorsa* (Sommerform), wo alle vorkommenden Variationen sich nur durch geringere oder grössere Entfernung von der Levana-Zeichnung unterscheiden, wie zugleich durch grössere oder geringere Annäherung an die reine Prorsa-Zeichnung, niemals aber Abänderungen vorkommen, die nach einer ganz andern Richtung hinauszielten. Es geht dies aber weiter auch daraus hervor, dass — wie oben bereits angeführt wurde — verwandte Arten und Gattungen, ja selbst ganze Familien (die Pieriden) auf den glei-

(1) Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865. S. 25. Der Verfasser verwerthet a. a. O. diesebeigebrachte Thatsache in ganz entgegengesetztem Sinne, aber offenbar mit Unrecht.

chen äussern Reiz in derselben Art und Weise, oder besser in derselben Richtung abändern.

Es darf demnach der Satz aufgestellt werden, dass — bei den Schmetterlingen wenigstens — alle Individuen einer Art denselben äussern Reiz mit der gleichen Abänderung beantworten, dass somit die durch klimatische Einflüsse bedingten Abänderungen in ganz bestimmter Richtung erfolgen, welche bedingt ist durch die physische Constitution dieser Art.

Wenn aber selbst bei der Entstehung neuer klimatischer Schmetterlingsformen, bei welcher Naturzüchtung völlig auszuschliessen ist, und die Natur der Art selbst nachweislich die Richtung der Abänderungen bestimmt, dennoch Variabilität eintritt, so darf daraus geschlossen werden, dass überhaupt jede Umwandlung einer Art mit einem Schwankendwerden ihrer Charaktere beginnt.

Wenn wir aber die primären Formen der Schmetterlinge stets bei weitem constanter finden, so zeigt uns dies, dass fortgesetzte Kreuzung der Individuen einer Art schliesslich die Schwankungen der Form bis zu einem gewissen Grad ausgleicht.

Beiderlei Thatsachen zusammen aber bestätigen den von mir früher aufgestellten (1) Satz, dass, bei jeder Art eine Periode der Variabilität mit einer solchen der (relativen) Constanz abwechselt, dass letztere die Höhe ihrer Entwicklung, erstere der Anfang oder das Ende derselben bezeichnet. Ich erinnre daran hier deshalb, weil die Thatsachen, auf welche ich mich damals hauptsächlich stützte, nämlich die von Hilgendorf combinirte phyletische Entwicklungsgeschichte der fossilen Schnecken von Steinheim, inzwischen bis zu einem gewissen Grade wankend geworden sind, und man in dem relativ völlig berechtigten

(1) Siehe meine Schrift « Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872.

Misstrauen gegen sie, leicht zu weit gehen und ihnen überhaupt jeden Werth abzusprechen geneigt sein könnte.

In derselben eben angezogenen Schrift leitete ich die Entstehung einer gewissen Klasse von Localformen von localer Isolirung her. Ich suchte zu zeigen, dass eine Art, wenn sie im Zustand (Periode) der Variabilität auf isolirtes Gebiet geräth, dort nothwendig allein durch die Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen anderer Wohngebiete zu etwas abweichenden Charakteren gelangen, oder wass dasselbe ist eine Localform bilden muss. Dies muss deshalb geschehen, weil die verschiednen Variationen, durch welche eben die momentane Variabilität der Art gesetzt wird, stets in andern Zahlenverhältnissen auf dem isolirten sein werden, als auf den andern Wohngebieten, und weil die Constanz durch Kreuzung dieser Variationen hervorgebracht wird, also die Resultante ist, aus den verschiednen Componenten, den Variationen. Sobald aber die Componenten ungleich sind, muss auch die Resultante eine andere sein und so scheint mir von theoretischer Seite der Möglichkeit solcher durch den Process der Amixie gebildeter Localformen kein Hinderniss im Wege zu stehen. Ich glaube aber auch weiter gezeigt zu haben, dass zahlreiche Localformen sich ungezwungen als solche amictische Formen auffassen lassen, während sie durch klimatische Einflüsse nicht erklärt werden können.

Dass ich mit der Aufstellung der Amixie nicht die Existenz wirklicher klimatischer Formen in Abrede stellen wollte, wie von einigen Seiten gemeint wurde, geht aus vorliegender Abhandlung wohl zur Genüge hervor. Es fragt sich aber, ob nicht klimatische Einflüsse auch die Entstehung amictischer Formen dadurch veranlassen können, dass sie eine Art variabel machen?

Es wird schwer sein darüber jetzt schon endgültig abzusprechen; wenn indessen in allen Fällen durch klimatische Einflüsse nur in ganz bestimmter Richtung ein Variiren stattfindet, so kann aus einer solchen Variabilität eine ami-

ctische Form nicht hervorgehen, da dann die Componenten nur dem Grade, nicht der Art nach verschiedene Resultanten erzeugen könnten. Auf so feine Unterschiede aber können wir unsre Untersuchungen noch nicht ausdehnen.

Als letztes, aber nicht unbedeutendstes Resultat dieser Untersuchungen hebe ich nochmals hervor, dass umstimmende Einflüsse, wenn sie in regelmässigem Wechsel alternirend eine lange Reihe ursprünglich gleicher Generationen treffen, nur die betroffenen Generationen ummodeln, nicht aber die dazwischen gelegenen. Oder kürzer: Cyclisch einwirkende Abänderungs-Ursachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen; unter ihrem Einfluss gestaltet sich die Reihe monomorpher Generationen zu einem Cyclus di- oder polymorpher Generationen.

Auf die nähere Ausführung und Begründung dieses Satzes brauche ich hier nicht zurück zu kommen, aber an ihn schliesst sich unmittelbar die Frage, ob nicht diese die Generationen zum Generations-Cyclus umwandelnde cyclische Vererbung in ihrem letzten Grund gleichbedeutend sei mit Darwin und Häckel's homochroner Vererbung, welche die Stadien der Ontogenese zu einem Cyclus gestaltet? Vielleicht gelingt es der Zukunft, von diesem Punkte aus in das Wesen der noch so dunkeln Vererbungsvorgänge einzudringen und beiderlei Erscheinungen auf ein und dieselbe Ursache zurückzuführen, die sich heute nur ahnen, nicht klar erkennen lässt.

Um schliesslich auch noch das allgemeinste und insofern auch Hauptresultat dieser Untersuchungen zu formuliren, so scheint es mir in dem Nachweis zu liegen, dass rein nur durch den Einfluss veränderter äusserer Lebensbedingungen eine Art zum Abändern veranlasst werden kann und zwar zum Abändern in bestimmter Richtung und dass diese letztere wieder lediglich von der physischen Natur der variirenden Organismen abhängig ist, verschie-

den bei verschiedenen Arten, ja selbst bei den beiden Geschlechtern ein und derselben Art.

So wenig ich geneigt bin, einer unbekannten Transmutationskraft das Wort zu reden, so sehr möchte ich auch hier wieder betonen, dass die Umwandelung einer Art nur zum Theil auf äusseren Einflüssen beruht, zum andern Theil aber auf der specifischen Constitution dieser einen Art. Specifisch nenne ich dieselbe, insofern sie auf denselben Reiz anders reagirt, als die Constitution einer andern Art. Im Allgemeinen lässt sich auch recht wohl einsehen, warum dies so sein muss. Nicht etwa weil eine neue Art von Lebenskraft in ihr verborgen läge, sondern deshalb, weil sie eine andere Entstehungsgeschichte hinter sich hat, als irgend eine andere Art. Wir müssen annehmen, dass von den ältesten Zeiten der Organismenbildung an durch alle Zwischenstufen hindurch sich bestimmte Eigenschaften, Wachstums —, Ernährungs —, oder Entwickelungstendenzen bis auf die heute lebenden Arten übertragen haben, dass jede von diesen eine gewisse Summe solcher Tendenzen in sich trägt, dass diese es sind, welche seine äussere und innere Erscheinung zu jeder Zeit seines Lebens bestimmen, welche in ihrer Reaction gegen die Aussenwelt das individuelle Leben, wie das der Art selbst darstellen. Da diese Summe ererbter Tendenzen bei jeder Art um mehr oder weniger verschieden sein muss, so erklärt sich daraus nicht nur die verschiedene äussere Erscheinung der Arten, die Verschiedenheit ihrer physiologischen und biologischen Lebensäusserungen, sondern es geht auch daraus mit Nothwendigkeit hervor, dass verschiedene Arten verschieden reagiren müssen auf solche äussere Reize, welche Abänderung ihrer Form hervorrufen.

Dies heisst nun nichts Anderes, als dass jeder Art durch ihre physische Constitution (in dem soeben definirten Sinne) bestimmte Variationsmöglichkeiten vorgezeichnet sind. Dieselben sind offenbar ausserordentlich zahlreich für

jede Art, aber nicht unendlich, sie gestatten der Naturzüchtung einen weiten Spielraum, aber sie beschränken dieselbe auch, indem sie sie zwingen, gewisse, wenn auch breite Entwickelungsbahnen einzuhalten. Ich habe schon früher einmal hervorgehoben ([1]), dass man die Rolle welche die physische Constitution der Arten bei der Umwandlungsgeschichte spielt zu gering taxirt, wenn man den Gang der Umwandlungen wesentlich nur äussern Bedingungen zuschreibt. Darwin gibt allerdings die Wichtigkeit dieses Factors zu, aber doch nur insoweit es die einzelne Variation betrifft, deren Qualität auch ihm wesentlich von der physischen Constitution der Art abzuhängen scheint. Ich glaube aber, dass grade in diesem Moment der Grund liegt, warum auch unter den günstigsten äussern Umständen niemals ein Vogel in ein Säugethier sich umwandeln könnte, oder, um mich allgemein auszudrücken, warum von einem bestimmten Puncte, einer bestimmten Art der jetzigen Schöpfung aus auch unter den günstigsten aüssern Umständen nicht jeder beliebige andere Punct erreicht werden kann, warum von diesem Puncte aus bestimmte Entwickelungsbahnen, wenn auch von bedeutender Breite, eingehalten werden müssen, etwa so, wie eine den Berg hinabrollende Kugel durch ein bestimmtes, gleichbleibendes Hinderniss anders abgelenkt werden wird, je nachdem dasselbe sich ihr höher oben, oder weiter unten entgegenstellt, je nachdem ihre Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit im Augenblick der Ablenkung beschaffen ist.

In diesem Sinne bin ich mit der « bestimmt » gerichteten Variation Askenasy's einverstanden, keineswegs aber dann, wenn damit eine besondere, neue Naturkraft gemeint sein soll, welche aus sich selbst die Variationen dirigirt ([2]). Die Erklärung der Erscheinungen scheint mir eine solche Annahme

([1]) Siehe meine Schrift: « Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie » Leipzig 1868.

([2]) Anm. Ich betone dies hier ausdrücklich, weil der Bericht, welchen ich im Archiv für Anthropologie (Jahrgang 1873) über Askenasy's gedankenreiche Schrift gegeben habe mehrfach missverstanden worden ist.

nicht zu erheischen, und wenn sie nicht nothwendig ist, so ist sie überhaupt nicht statthaft.

Meiner Ansicht nach kann eine Transmutation rein nur aus innern Ursachen nicht gedacht werden. Könnten wir den Wechsel äusserer Lebensbedingungen absolut sistiren, so würden die vorhandenen Arten stationär bleiben, denn nur die Einwirkung äusserer Reize im weitesten Sinne des Wortes vermag Abänderungen zu erzeugen und selbst die nie fehlenden « individuellen Variationen » scheinen mir neben der ererbten Ungleichheit der Anlage wiederum auf ungleichen äusseren Einflüssen zu beruhen, und auch die ererbte Anlage selbst ist nur deshalb ungleich, weil von jeher die einzelnen Individuen etwas verschiedenen äussern Einflüssen unterworfen waren.

Ein Abändern aus rein innern Ursachen scheint mir vor Allem deshalb ganz undenkbar, weil ich mir nicht vorstellen kann, wie dasselbe materielle Substrat der physischen Constitution einer Art zwei entgegengesetzte Bewegungen auf die folgende Generation übertragen sollte. Und doch müsste dies der Fall sein, wenn die durch Vererbung übertragene Entwickelungsrichtung letzter Grund der Ähnlichkeit mit den Vorfahren und der Abänderung d. h. der Unähnlichkeit mit ihnen sein sollte.

Alle Abänderung vom geringsten bis zum grössten Betrag scheint mir in letzter Instanz nur auf äussern Einflüssen beruhen zu können, sie ist die Reaction des Organismus auf äussere Reize. Dass diese Reaction eine andere sein muss, wenn von gleichem Reize eine anders geartete physische Constitution getroffen wird, liegt auf der Hand, und darauf beruht nach meiner Ansicht eben die angedeutete grosse Bedeutung dieser constitutionellen Unterschiede.

Wenn man unter Vererbung auch die Vererbungssummen, das heisst die jeweilige physische Constitution einer Art begreift, also die beschränkte und in obigem Sinne bestimmt gerichtete Variationsfähigkeit, unter Anpassung aber die directe und indirecte Reaction

dieser physischen Constitution auf den Wechsel der Lebensbedingungen, so kann ich mich Häckel's Ausdrucksweise anschliessen und mit ihm die Umwandlung der Arten auf die beiden Momente der Vererbung und Anpassung zurückführen.

VERSUCHE.

A. Versuche mit Vanessa Levana.

1). Zucht aus Eiern, welche am 12-15 Mai 1868 im Zwinger von einem Weibchen der Winterform gelegt waren. Ausschlüpfen der Raupen am 20-22 Mai, Verpuppung derselben am 7-9 Juni.

Die Puppen wurden bei gewöhnlicher Temperatur aufbewahrt und ergaben:

am	19	*Juni*	4	Schmetterlinge
»	20	»	5	»
»	21	»	10	»
»	22	»	9	»
»	23	»	7	»
»	25	»	13	»

zusammen-48 Schmetterlinge, welche alle die Prorsaform besassen, drei Weibchen mit ziemlich viel Gelb, Keines aber soviel, als die Figuren 3, 4, 7, 8 oder 9.

2ter Versuch. Am 12ten August 1868 gefundene Raupen (der dritten Generation) verpuppten sich Anfang September, wurden im ungeheizten Zimmer aufbewahrt. Im September schlüpften noch 3 Schmetterlinge aus und zwar in Prorsaform, die andern überwinterten und ergaben, als sie Ende Februar in das geheizte Zimmer versetzt wurden vom 1-17 März 1869 mehrere Schmetterlinge, alle von Levanaform.

Versuch 3. Am 17ten Juni 1869 gefundene Raupen wurden nach ihrer Farbe sortirt; die gelben mit hellbraunen Dornen

ergaben bei gewöhnlicher Temperatur am 8ten-12ten Juli 13 Schmetterlinge, von welchen 12 gewöhnliche Prorsaform zeigten, einer, ein Mann, aber noch mehr Gelb enthält als Figur 3, demnach als Porimaform bezeichnet werden muss.

Versuch 4. Von gleichzeitig wie in V. 3. gefundenen Raupen der Generation II wurden am 25 Juni 30 Puppen in den Eisschrank gesetzt (Temperatur 8-10° R). Als am 3 August die Schachtel geöffnet wurde, waren fast alle bereits ausgeschlüpft, viele schon todt, einige noch lebend, alle ohne Ausnahme Zwischenformen (*Porima*), doch alle der Prorsaform näher stehend, als der Levanaform.

Versuch 5. Eine grosse Anzahl gleichzeitig gefundener Raupen der Generation II verpuppte sich und wurde bei hoher Sommer-Temperatur aufbewahrt. Nach etwa 19 tägiger Puppenzeit schlüpften vom 28 Juni — 5 Juli etwa 70 Schmetterlinge aus, alle von Prorsaform, mit Ausnahme von 5, welche starke gelbe Zeichnung besassen (*Porima*).

Versuch 6. Die 70 Schmetterlinge des vorigen Versuches wurden in einen 6′ hohen und 8′ langen Zwinger gesetzt, in welchem sie bei warmem Wetter lebhaft an Blumen schwärmten. Einmal nur wurde Begattung beobachtet, und nur ein Weibchen legte am 4 Juli Eier an Brennnesseln. Bei der damals herrschenden, hohen Sommerwärme ergaben diese Eier schon nach 30-31 Tagen die Schmetterlinge (3te Generation). Alle Individuen waren Prorsa mit mehr oder weniger Gelb, keines unter 18 vollständige Porima.

Versuch 7. Am 8ten August gefundene junge Raupen der Generation IV wurden im Treibhaus bei 17-20° R erzogen. Verpuppung: 21-23 August. Davon wurden:

A. 56 Puppen fünf Wochen lang auf das Eis gesetzt (Temp. 0-1° R.), dann im ungeheizten Zimmer überwintert. Sie ergaben alle im April 1870 die Levanaform mit Ausnahme einer einzigen *Porima*.

B. Eine etwa gleiche Anzahl der Puppen wurde ins Treibhaus gesetzt, aber ohne Erfolg, da trotz einer Temperatur von 12-24° R. kein einziger Schmetterling im Laufe des

October und November mehr ausschlüpfte. Die Puppen wurden dann im ungeheizten Zimmer überwintert und ergaben im April und Mai lauter Levana.

Versuch 8. Anfang Juni 1870 gefundene Raupen der Generation II verpuppten sich vom 13-15 Juni, und lieferten bei gewöhnlicher Temperatur am 29ten und 30sten Juni 7 Schmetterlinge der Prorsa-form.

Versuch 9. Puppen derselben Generation II wurden unmittelbar nach der Verpuppung am 18ten Juni 1870 in den Eiskeller gesetzt (Temp. 0-1° R), blieben dort vier Wochen lang (bis zum 18ten Juli) und gaben dann bei gewöhnlicher Sommertemperatur am:

22 Juli 2 Prorsa.
23 » 3 »
24 » 6 Porima, von welchen 4 der Levana sehr ähnlich.
25 » 1 Levana, aber ohne blaue Saumlinie.
26 » 2 Levana » »
2 » 6 Porima.

Summa-20 Schmetterlinge, unter welchen nur 5 reine Prorsa-form.

Versuch 10. Ausgewachsene Raupen der Generation IV am 20ten August 1870 gefunden verpuppten sich am 26sten August bis 5ten September. Die Puppen wurden in 3 Theile getheilt:

A. wurde unmittelbar nach der Verpuppung in das Treibhaus gebracht (Temp. 12-25° R) und blieb dort bis zum 20sten October. Von etwa 40 Puppen schlüpften nur 4 aus und zwar 3 als Prorsa und 1 als Porima.

Die übrigen Puppen überwinterten und lieferten alle im nächsten Früjahr Levana.

B. wurde im Zimmer aufbewahrt, vom November an im geheizten bei 6-15° R. Kein einziges Individuum schlüpfte noch in demselben Jahr aus. Vom November ab wurde diese Partie Puppen mit **C** vereinigt.

C. wurde unmittelbar nach der Verpuppung einen Monat

lang auf das Eis gesetzt, dann aber von 28sten September bis 19ten October in das Treibhaus. Auch hier schlüpfte kein Schmetterling mehr aus. Die Puppen überwinterten nun mit denen von Partie B im geheizten Zimmer (über Wasser) bei 6-15° R und lieferten:

am Febr.	6	1 ♀ Levana
»	22	1 ♂ Levana
»	23	1 ♂ Levana
»	24	1 ♀ Levana
»	25	1 ♂, 1 ♀ Levana
»	28	1 ♂, 1 ♀ Levana
am März	1	1 ♂ Levana
»	13	1 ♀ Levana
»	15	1 ♀ Levana
»	19	1 ♂ Levana
April	2	2 ♂, 1 ♀ Levana
»	7	1 ♀ Levana
»	21	1 ♀ Levana
Mai	2	1 ♀ Levana

Summa 18 Levana, darunter 10 Weibchen.

Die genaue Angabe der Zeit des Ausschlüpfens ist deshalb von Interesse, weil daraus ersichtlich wird, in wie verschiedenem Grade die verschiedenen Individuen auf den Einfluss höherer, als der gewohnten Temperatur reagiren. Während bei Vielen eine Beschleunigung der Entwicklung um 1-2 Monate eintrat, schlüpften Andere erst im April und Mai aus, d. h. zu der Zeit, in welcher sie auch im Freien erscheinen.

Versuch 11. Zucht der Generation II aus Eiern der Generation I. Ausschlüpfen aus dem Ei am 6ten Juni 1872, Verpuppung um den 9ten Juli. Vom 11ten Juli bis 11ten September wurden die Puppen auf Eis gestellt (Temp. 0-1° R), dann in das Treibhaus gebracht, woselbst alle ausschlüpften und zwar:

Sept.	19	3 ♂ Prorsa und 1 ♂ Porima
»	21	13 Porima (12 ♂ und 1 ♀) und

Sept.	—	2	Levana ♀
»	22	14	Porima (12 ♂ und 2 ♀)
»	—	1	Levana ♀
»	23	10	Levana ♀
»	—	3	Porima ♂
»	24	5	Levana ♀
»	25	1	Levana ♀
»	27	3	Levana ♀
Oct.	4	1	Porima ♂

Summa-57 Schmetterlinge, worunter 32 ♂ und 25 ♀, nur 3 *Prorsa*, 32 *Porima* und 22 *Levana*. Es muss jedoch bemerkt werden, dass unter den als « *Levana* » bezeichneten Stücken Keines sich befindet, welches der natürlichen *Levana* ganz entspricht, ja Keines, welches derselben so nahe kommt, wie einige Exemplare aus Versuch 9. Alle sind grösser, als die natürliche *Levana* und enthalten trotz des vielen Gelb doch mehr Schwarz, als irgend eine ächte *Levana*. Bei allen künstlich erzeugten *Levana* ist stets die schwarze Binde auf der Wurzelhälfte der Hinterflügel noch durch Gelb unterbrochen, was bei der ächten *Levana* sehr selten vorkommt. Auch ist der ganze Habitus bei der künstlichen *Levana* meist plumper, der Flügelschnitt etwas anders, die Vorderflügel nämlich breiter und weniger spitz (siehe die Abbildungen 7 bis 9).

Versuch 12. Am 22sten September 1872 gefundene Raupen der Generation IV wurden in zwei Hälften getheilt:

A. wurde im Orchideenhaus bei 12-25° R zur Verpuppung gebracht und blieb dann im Treibhaus bis in den December. Trotz der hohen Temperatur schlüpfte nicht ein einziger Schmetterling während dieser Zeit aus, während mehrere gleichzeitig gefundene und in denselben Schachteln gezogene Puppen von *Vanessa C. album* und *Atalanta* Mitte October ausschlüpften. Von Mitte December an wurden dann die Puppen im ungeheizten Zimmer aufbewahrt und schlüpften dann im Frühjahr 1873 sehr spät aus, alle als Levana:

6	Juni	7	Levana
8	»	2	»
11	»	2	»
12	»	1	»
15	»	6	»
16	»	1	»
19	»	2	»

Summa-21 Levana.

B. wurde im ungeheizten Zimmer erzogen und dort den Winter über gelassen. Vom 28sten Mai an schlüpften die Schmetterlinge aus, alle als *Levana.*

B. Versuche mit Pieriden.

Versuch 13. Im April eingefangene Weibchen von *Pieris Rapae* legten Eier an *Sisymbrium Alliaria.* Diese lieferten Raupen, welche sich vom 1-3ten Juni verpuppten. Die Puppen wurden vom 3ten Juni bis 11ten September auf Eis gestellt (Temp. 0-1° R.), vom 11ten September bis 3ten October in das Treibhaus (Temp. 12-24° R.). Dort schlüpften aus:

Oct.	23	—	1 ♀
»	24	—	1 ♀
»	25	2 ♂	1 ♀
»	26	—	1 ♀
»	28	1 ♂	1 ♀

Summe-3 ♂ und 5 ♀

Alle mit den scharf ausgeprägten Characteren der Winterform, die Weiber alle stark gelblich auf der Oberseite, die Männer rein weiss; auf der Unterseite starke schwarze Bestäubung der Hinterflügel, besonders in der Mittelzelle. Eine Puppe schlüpfte nicht mehr im Treibhaus aus, sondern überwinterte und gab im geheizten Zimmer am 20ten Januar 1873 ein Weibchen, ebenfalls von der Winterform.

Versuch 14. Am 27 und 28ten April 1872 eingefangene

Weibchen von *Pieris Napi* legten Eier an *Sisymbrium Alliaria.* Die aus ihnen erzogenen Raupen verpuppten sich vom 28sten Mai bis 7ten Juni. Die Puppen wurden kurz nach der Verpuppung auf Eis gestellt, wo sie bis zum 11ten September (3 Monate) blieben. Am 3ten October ins Treibhaus versetzt lieferten sie dort bis zum 20sten October 60 Schmetterlinge, alle mit scharf ausgeprägten Characteren der Winterform. Die übrigen Puppen überwinterten im Zimmer und lieferten:

April	28	3 ♂	und	6 ♀
Mai	4	—	»	1 ♀
»	12	4 ♂	»	—
»	15	1 ♂	»	1 ♀
»	16	1 ♂	»	—
»	18	1 ♂	»	1 ♀
»	19	—	»	1 ♀
»	20	2 ♂	»	1 ♀
»	23	2 ♂	»	—
»	26	1 ♂	»	—
»	29	—	»	1 ♀
Juni	3	—	»	3 ♀
»	6	—	»	1 ♀
»	9	—	»	1 ♀
»	21	—	»	1 ♀
Juli	2	—	»	1 ♀
		15 ♂	und	19 ♀

Versuch 15. Mehrere der im Mai 1873 ausgeschlüpften Schmetterlinge des Versuchs 14 wurden in einen geräumigen Zwinger gebracht, begatteten sich dort und legten Eier an Reps. Die Raupen wuchsen an den lebenden Pflanzen im Zwinger heran, verpuppten sich dann in Schachteln und wurden in 2 Theile getheilt:

A. Mehrere Puppen bei gewöhnlicher Sommertemperatur aufbewahrt gaben am 2ten Juli Schmetterlinge mit den ausgeprägten Characteren der Sommerform.

B. Die andern Puppen wurden unmittelbar nach der Verpuppung auf Eis gestellt und blieben über 3 Monate im Eiskeller vom 1sten Juli bis 10ten October). Leider verdarben die meisten davon durch Eindringen von Nässe in die Schachtel. Nur 8 lebten noch und von diesen schlüpften 3 noch am 20sten October aus und zwar als Winterform, die andern überwinterten im ungeheizten Zimmer und schlüpften erst Anfang Juni 1874 aus. Alle 5 waren Weibchen und alle zeigten die Charactere der Winterform, aber trotz einer Puppendauer von 11 Monaten besassen sie dieselben doch nicht in höherem Grade, als gewöhnlich, näherten sich also der Stammform *Bryoniae* nicht.

Versuch 16. Auf einer Alpe in der Gegend von Oberstorf (Allgäuer Alpen) wurden am 12ten Juni 1871 Schmetterlinge von *Pieris Napi var. Bryoniae* eingefangen und in den Zwinger gebracht. Sie flogen dort munter an den Blumen umher, Begattung fand zwar nicht statt, aber mehrere der Weibchen legten Eier an gewöhnlichen Gartenkohl ab. Aus diesen kamen Raupen, welche in allen Altersstadien völlig denen der gewöhnlichen Form von *Napi* gleich waren. Sie gediehen vortrefflich bis kurz vor der Verpuppung eine Pilzepidemie sie decimirte, so dass von 300 Raupen nur etwa 40 lebende Puppen erhalten wurden. Auch diese glichen vollständig der gewöhnlichen Form von *Napi*, zeigten denselben Polymorphismus, indem sie theils schön grün, theils strohgelb (die meisten), theils auch gelbgrau waren. In demselben Sommer schlüpfte nur ein einziger Schmetterling aus, ein Männchen, welches sich durch die schwarze Bestäubung der Flügeladern an den Flügelrändern (Oberseite) mit Sicherheit als var. *Bryoniae* zu erkennen gab. Die übrigen Puppen überwinterten im geheizten Zimmer, und ergaben von Ende Januar bis Anfang Juni 11 Männer und 5 Weiber, alle mit ausgeprägtem Character der var. *Bryoniae* Es schlüpften aus:

		♂	♀
22	Januar	1 ♂	
26	»	1 ♂	
3	Februar	1 ♂	
4	»	1 ♂	
5	»	1 ♂	
7	»	—	1 ♀
9	»	1 ♂	—
24	»	1 ♂	—
4	März	—	1 ♀
11	»	1 ♂	1 ♀
6	April	—	1 ♀
17	»	1 ♂	—
11	Mai	—	1 ♀
3	Juni	1 ♂	—
	Summe-	10 ♂	5 ♀

Wie man sieht, ist auch hier die Neigung durch Einwirkung von Wärme die Entwicklung zu beschleunigen bei den Individuen sehr verschieden. Von den 16 Schmetterlingen hat nur einer nahezu die normale Entwicklungszeit beibehalten, vom 27sten Juli bis 3 Juni, also volle 10 Monate; alle Andern kürzten sie ab; ein Mann auf 11 Tage (!), 8 Individuen auf 6 Monate, 4 auf 7 Monate, 2 auf 8 Monate, 1 auf 9 Monate.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Tafel I.

Fig. 1. Mann von Vanessa Levana, Winterform.

Fig. 2. Weib von V. Levana, Winterform.

Fig. 3. Mann von V. Levana, künstlich erzeugte Zwischenform (sog. Porima).

Fig. 4. Weib von V. Levana, aus der Sommergeneration künstlich erzeugte Zwischenform (Porima), von der Winter-

form nur durch die etwas dunklere Grundfarbe zu unterscheiden, in der Zeichnung aber vollständig mit ihr übereinstimmend.

Fig. 5. Mann von V. Levana, Sommerform (Prorsa).

Fig. 6. Weib von V. Levana, Sommerform (Prorsa).

Fig. 7-9, aus der ersten Sommer-Generation künstlich erzeugte Zwischenformen (Porima).

Fig. 10 u. 11. Mann und Weib von *Pieris Napi* Winterform, künstlich aus der Sommergeneration erzeugt; die gelbe Grundfarbe der Unterseite der Hinterflügel lebhafter, als bei der natürlichen Winterform.

Fig. 12 u. 13. Mann und Weib von *Pieris Napi*, Sommerform.

Fig. 14 u. 15. *Pieris Napi* var. *Bryoniae*, Mann und Weib, aus Eiern gezogen.

Tafel II.

Fig. 16. *Papilio Ajax*, var. *Telamonides*, Winterform.

Fig. 17. *Pap. Ajax*, var. *Marcellus*, Sommerform.

Fig. 18. *Lycaena Agestis.* O. deutsche Winterform.

Fig. 19. *L. Agestis*, deutsche Sommerform.

Fig. 20. *L. Agestis*, italienische Sommerform. (Haupt- Unterschied zwischen Fig. 19 u. 20 liegt auf der Unterseite, welche nicht mit dargestellt werden konnte).

Fig. 21. *Polyommatus Phlaeas* Winterform aus Sardinien, der deutschen Winter- und Sommergeneration vollkommen gleich.

Fig. 22. *Polyommatus Phlaeas*, Sommerform aus Genua.

Fig. 23. *Pararga Egeria* L. aus Freiburg. i. Br.

Fig. 24. *Pararga Meione* südliche Klimaform von *Egeria*, aus Sardinien.

Separat-Abdruck aus den *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, Bd. VI. 1874.

Druck der *Tipografia dei Sordo-muti*. Genua.

Nachträgliche Bemerkung.

Alle Abbildungen sind direct nach der Natur entworfen. Leider konnten sie nicht unter den Augen des Verfassers ausgeführt werden und so kam es, dass trotz der meisterhaften Wiedergabe von Farbe und Zeichnung im Ganzen, doch bei einigen Figuren gerade die feinen Unterschiede zwischen den beiderlei Generationen, auf die es hier besonders ankam, nicht so scharf ausgedrückt sind, als dies in der Natur der Fall ist. So namentlich bei Pieris Napi (Fig. 10, 13), dessen Sommerform (12 und 13) eine zu starke schwarzgrüne Bestäubung der Unterseite, sowie auch der Flügelwurzeln auf der Oberseite erhalten hat. Auch die Sommerform von Polyommatus Phlaeas (Fig. 22) ist meistens noch düsterer, als sie hier dargestellt wurde, wie ich denn im Allgemeinen sagen kann, dass alle Bilder der beiden Tafeln die betreffenden Unterschiede der Generationen eher zu schwach, als zu stark angeben. Es versteht sich, dass darin nicht der geringste Tadel für den darstellenden Künstler liegen kann. Im Gegentheil spreche ich Herrn Ramann hier ausdrücklich meinen Dank aus für die vortreffliche Ausführung dieser Bilder, welche als Leistung des Farbendruckes neben denen des Ramann'schen Werkes über die Schmetterlinge Europa's wohl unerreicht dastehen.



Kunstanst. v. G. Ramann, Arnstadt.



Kunstanst. v. G. Ramann, Arnstadt.